

ББК 28.081

Н 47

УДК 557.4



*Рекомендовано Министерством образования Украины
для высших учебных заведений*

Рецензенты:

А. В. Грищенко, д-р географ. н., проф.,

директор Украинского НИИ эколог. проблем;

В. В. Медведев, д-р биол. н., проф., директор Украинского НИИ

почвоведения и агрохимии им. А. И. Соколовского;

С. С. Душкин, д-р техн. н., зав. каф. ХГАГХ.

Некос В. Е.

Н 47 Основы общей экологии и неозологии: Учеб. пособие / Ч. I.
Основы общей и глобальной традиционной экологии. — 2-е изд.,
доп. и перераб. — Х.: Торнадо, 1999. — 192 с.

ISBN 966-7554-03-1

ISBN 966-7554-01-5

В первой части учебного пособия изложены основные положения традиционной (геккелевской) экологии. Понятийно-терминологический аппарат пособия, модульная система преподавания и последующий тестовый контроль обеспечивают получение достаточных и оптимальных для будущего специалиста знаний.

Для студентов, аспирантов и специалистов широкого профиля, овладевающих основами экологических знаний.

1903040000-05

Н 99 Без объявл.

ББК 28.081

ISBN 966-7554-03-1

ISBN 966-7554-01-5

© В. Е. Некос, 1999

© М. Л. Курдюмов. Иллюстрации, 1999

© Издательство «Торнадо». Макет, 1999

ПРЕДИСЛОВИЕ

В настоящее время уже нет необходимости говорить об актуальности экологических проблем. Ведущие исследователи совершенно справедливо подчеркивают, что ликвидация глобального экологического кризиса является важнейшей задачей современной цивилизации.

Очевидно, существует цепь как объективных, так и субъективных причин, которые обуславливают отсутствие желаемых результатов. Прежде всего, человеческое сознание не в состоянии мгновенно перестроиться. Десятилетиями повсеместно насаждалось хищническое отношение к природе, антропоцентризм, принцип господства человека над природой и т. п. Сегодня же, когда экологический кризис привел человечество к краю пропасти, ожидать кардинального переворота в массовом сознании просто не приходится. Этому способствует и деятельность людей, наделенных правом принятия решений, на которых лежит ответственность за будущее нации.

Существует и другой аспект проблемы. Учебная литература по экологии отчетливо разделяется на две группы. Первая создавалась специалистами в области классической экологии, практически не учитывавшими современного содержания экологии, вторая — специалистами в области техники, энергетики, экономики и т. п., лишь недавно обратившимися к экологической проблематике.

Наряду с этим выделяется и группа исследователей, которые занимают позицию между «крайне левыми» и «крайне правыми», осознавая, что экологии в современном понимании нет и быть не может без классической экологии. К этой группе относит себя и автор.

Не вызывает сомнения необходимость разделения традиционной и современной экологии. Ибо если традиционная экология сложилась как наука, обрела устойчивые формы и структуру, то современная экология все еще представляет собой синтетическую дисциплину, которая соединяет естественные, общественно-политические, техниче-

ские и другие науки — вплоть до теологии. Именно поэтому существует необходимость в их разграничении. Эту точку зрения поддерживает и автор настоящего пособия, предлагая за традиционной экологией сохранить по праву принадлежащее ей название «экология», а современным исследованиям присвоить наименование «неоэкология». Только таким образом все встанет на свои места и каждая из наук займет свою «экологическую нишу». Специалистам XXI столетия необходимы экологические знания, которые связаны с кругом их профессиональной деятельности. Но это совсем не означает, что им не требуется традиционная экология. Наоборот. Только на ее основе может быть сформировано системное понимание процессов, происходящих с живым веществом, без чего невозможно решить ни одной проблемы в рамках новейшей экологии. Не случайно и это учебное пособие получило название «Основы общей экологии и неоэкологии». Такое объединение назрело и обусловлено современными требованиями к экологическим знаниям.

По сравнению с первым изданием основное содержание «Основ общей экологии и неоэкологии» остается неизменным, однако творческое общение с коллегами и студентами указало автору направление переработки некоторых частей, дополнений, сокращений, а также расширения ряда разделов.

Автор выражает глубокую признательность всем, кто оказал помощь в создании этой книги.

Условные обозначения, используемые в пособии:



— задачи учебного курса



— это важно



ВВЕДЕНИЕ. ОБЩИЕ ВОПРОСЫ ЭКОЛОГИИ

Программа курса «Основы общей экологии и неэкологии»

Понятие «Общая экология» на современном этапе имеет иное содержание, чем то, что было присуще ему в первой половине XX столетия. Это не означает, что оно утратило свое изначальное содержание. Наоборот — оно стало существенно богаче, приобрело множество оттенков, направлений, течений. Конечно, правомерен и иной подход, в соответствии с которым все новое должно оформляться в самостоятельные научные дисциплины, что чаще всего и происходит. За этим стоит желание исследователей внести свой вклад в становление новой науки или направления.

Но существует и другая сторона этой проблемы. Различия между классическими и современными определениями понятия «экология» связаны, прежде всего, с тем, что изменились объект, методы и понятийный аппарат самой науки. Поэтому, не покушаясь на приоритет

Э. Геккеля и наследуя все традиции классической экологии, **современную экологию целесообразно было бы именовать «неоэкологией» — новой экологией.** Это вполне отвечало бы тому, что происходит сегодня в мировой науке, и в то же время ликвидировало значительное количество противоречий.

В соответствии с другим взглядом, который незначительно отличается от приведенного, **название «традиционная экология» сохраняется за биоэкологией, а современные подходы требуют существенного реформирования понятия «экология»,** наполнения его другим содержанием.

Вряд ли следует считать корректными утверждения, подобные тому, что, скажем, земледелие изучает глобальные экологические проблемы. Нецелесообразно втискивать в другие рамки уже сформировавшуюся науку, а тем более вкладывать в нее новое содержание. На наш взгляд, любую научную дисциплину необходимо обогащать, укреплять, дополняя ее новыми результатами, параллельно создавая новые направления, но обязательно сохраняя «корни и ствол дерева».

Исходя из этого, курс «Основы общей экологии и неоэкологии» должен объединять в себе как классические, так и новейшие подходы и знания, а также служить основой для развития всевозможных научных направлений. Без фундаментальной базы, как без корней, ничто не может расти и органично развиваться. Следовательно, изучению традиционной экологии должно предшествовать знакомство с вопросами глобальной экологии, то есть с тем, что обуславливает экологию планеты Земля; только затем начинается процесс формирования знаний по вопросам традиционной (геккелевской) экологии, которые составляют фундаментальную основу понимания экологически грамотного разрешения злободневных вопросов современной экологии (неоэкологии). Путь от общего к частному (отдельному), на наш взгляд, является наиболее верным. Таким образом, курс «Основы общей экологии и неоэкологии» состоит из нескольких крупных, относительно самостоятельных, но тесно связанных между собой частей — блоков-модулей: глобальные

вопросы экологии, традиционная экология и современная, или новая экология (неоэкология).

Изучение курса основывается на знаниях, полученных при усвоении таких фундаментальных дисциплин, как химия, биология, геология, геоморфология, метеорология и климатология, гидрология, почвоведение, введение в специальность «Экология» и других. Начальные основы курса общей экологии заложены в программе учебного курса «Введение в специальность «Экология», благодаря чему студент получает знания по истории науки, а также знакомится с основными понятиями и терминами. Постепенно усложняясь, они актуализируются и планомерно расширяются как в этом, так и в большинстве других учебных курсов, которые изучаются при получении специальности. В то же время учебный курс «Основы общей экологии и неоэкологии» является базовым для спецкурсов «Социальная экология», «Экономика природопользования», «Экологическая экспертиза», «Организация и управление в экологической деятельности» и др.

В связи с вышесказанным очевидно, что цель курса — формирование знаний, умений и навыков по основным законам, закономерностям, правилам и принципам взаимодействия живого вещества с окружающей средой и взаимодействия между организмами на глобальном, региональном и локальном уровнях, а также четкое уяснение причин и механизмов изменений состояния окружающей среды под влиянием человека.

Задачами учебного курса являются следующие:



1. Знать законы, закономерности, правила и принципы взаимоотношений между организмами, популяциями и сообществами и окружающей средой.

2. Сформировать понимание действия экологических законов на всех иерархических уровнях.

3. На базе знания экологических законов и закономерностей уметь находить причины и механизмы действия загрязняющих веществ на живое вещество.

4. Умение находить принципы оптимального сосуществования человека и природы.

5. На основе междисциплинарных знаний воспитать у будущего специалиста способности и умение служить проводником принципов экологически безопасной жизнедеятельности.

Студент должен быть подробно ознакомлен с учебным планом и программой, ориентироваться в научной и методической литературе по учебному курсу.

Главными формами организации изучения этого курса являются прежде всего самостоятельная работа над программой курса, а также лекции, лабораторные работы и учебная практика.

Лекционный курс предусматривает как традиционные программные лекции, так и проблемные лекции, лекции-беседы, лекции-диспуты, а также консультативные занятия.

Основными формами контроля усвоения знаний является тестовый контроль и определение рейтинга студента, которые могут объединяться с другими формами.

Приводим краткий перечень основных знаний, которыми должен овладеть студент в ходе изучения «Основ традиционной экологии и неоекологии» (с детальным перечнем необходимых знаний, умений и навыков (ЗУН) можно ознакомиться в программных лекциях).

Квалификационные требования к студентам, изучающим курс «Основы общей экологии и неоекологии»

Модуль 1. Цель, задачи курса. Структура курса. Программа курса. Требования к изучению курса. Эволюция понятия «экология». Элементы глобальной экологии. Биосфера. Экологический императив.

Модуль 2. Понятийно-терминологический аппарат традиционной экологии. Объект, предмет, методы экологии. Актуализация понятий, известных ранее. Разнообразие определений понятий.

Теоретическая экология: аутэкология, синэкология, демэкология. Биоценоз, биогеоценоз, экосистема, структура экосистемы, продуценты, консументы, редуценты, экологическая пирамида и др. Основные свойства экосистем. Основы фотосинтеза. Круговорот веществ, энергии. Экологическая ниша. Организмы — основные понятия, законы, закономерности, правила, функционирование организмов. Популяции — основные понятия, термины, суть, причины, следствия.

Устойчивость и структура сообществ.

Модули 3, 4, 5. Объект, предмет и методы неозологии. Понятийно-терминологический аппарат: неозология, антропосфера, социосфера, геосистема, геоэкосистема, эколого-экономическая система, статическая неозология, динамическая неозология, прогнозная неозология. Основные законы, закономерности, правила, принципы и гипотезы. Системный метод в неозологии, другие методы. Глобальные проблемы неозологии. Проблемы загрязнения окружающей среды. Определение главных понятий и терминов. Классификация загрязнений. Оценка влияния на окружающую среду (ОВОС). Экологический контроль и управление качеством отдельных компонентов и окружающей среды в целом. Главные понятия и термины. Схема управления экологией города, региона. Методы и средства определения загрязняющих веществ. Проблемы поведения поллютантов в биотических и абиотических компонентах. Главные экологические проблемы Украины. Основные направления государственной политики в обеспечении экологической безопасности. Прогноз состояния окружающей среды. Некоторые мировоззренческие вопросы неозологии.

Программа учебного курса «Основы общей экологии и неозологии»

Блок 1. Общие вопросы. Глобальная экология

Модуль 1. Введение. Общие вопросы

Введение. Предмет и задачи курса. Знакомство с программой курса. Беглый обзор ранее усвоенных вопросов и дальнейшее развитие знаний по понятийному аппарату. Особенности усвоения курса.

Модуль 2. Проблемы в определении некоторых понятий. Проблемы глобальной экологии

Определение понятия «экология». Эволюция понятия. Методы экологических исследований. Основные экологические и неозологические проблемы биосферы. Элементы глобальной экологии. Главные загрязнители биосферы. Биосфера. Эволюция биосферы. Тепло- и влагооборот биосферы. Единый биологический круговорот. Общие вопросы теории систем. Узость температурных границ существования цивилизации. Необходимость поиска новых форм общественного существования, новой морали, целенаправленного экологического регулирования человеческой активности. Экологический императив.

Блок 2. Теоретическая экология

Модуль 3. Основы традиционной экологии

Основной объект и предмет экологии. Биохимические процессы и циклы в биосфере. Общая характеристика круговорота веществ: круговорот воды, углерода, кислорода, азота, фосфора, микроэлементов.

Экологические факторы (условия) и ресурсы и их классификация: природные — солнечное излучение, почва, воздух (диоксид углеро-

да, кислород), вода и др.; искусственные — шум, электромагнитное излучение и др. Центральное понятие теоретической экологии — экологическая ниша. *N*-мерность экологических ниш.

Блок 3. Основы традиционной экологии

Модуль 4. Организмы. Сообщества

4.1. Соответствие между организмами и средой.

Суть, причины, следствия. Главные понятия: адаптация и абаптация, приспособление, конвергенция и параллелизм, сходство, экотопы, генетический полиморфизм. Жизнь как экологическое событие. Демографические процессы. Понятия: особь, популяция, унитарные и модулярные организмы.

Закономерности размещения организмов в пространстве и времени, миграции и расселение.

4.2. Разнообразие и основные типы взаимодействия живых организмов.

Главные понятия: внутривидовая конкуренция, межвидовая конкуренция, хищничество, динамика популяции. Человек как хищник: сбор урожая, рыболовство, охота, выбраковка, редуценты и детритофаги, паразиты и болезни, мутуализм. Их суть, причины и следствия.

4.3. Жизненный цикл как один из важнейших аспектов традиционной экологии.

Разнообразие жизненных циклов. Закономерности различий в количестве организмов. Численность. Теория численности видов.

4.4. Сообщества.

Природа сообществ. Сообщества как уровень организации. Видовое богатство сообществ. Пространственное распределение сообществ. Главные понятия: сукцессия, климакс, биомасса, некромасса, первичная и вторичная продукция сообществ. Различие в потоках энергии и вещества в сообществах. Устойчивость и структура сообществ.

Блок 4. Основы неозкологии

Модуль 5. Общие положения неозкологии

5.1. Основные предпосылки разделения традиционной (классической) и современной экологии.

Необходимость объединения современных идей и разработок в единую систему.

5.2. Теоретико-методологические основы неозкологии.

Методологическая база неозкологии: философские основы (методология), системный подход, структурный анализ и синтез специализированной методологии.

Структуры самостоятельной неозкологии: объект, предмет и метод исследования. Принципиальные отличия между атмосферой и социосферой, между экосистемой и геосистемой. Геосистемы и эколого-экономические системы и др. Отличия неозкологии от экологии. Специфика формирования научного языка неозкологии. Понятийно-терминологический аппарат неозкологии как сложная система важнейших понятий фундаментальных наук, общенаучных и специальных понятий.

Компоненты неозкологии — специальный, биологический, географический, социальный и др.

Стадии развития неозкологии: дескриптивная (описательная), интерпретивная и конструктивная. Статическая неозкология, динамическая неозкология, прогнозная неозкология.

Неозкология как система наук. Семейство, комплекс, области, направления неозкологических наук. Современная структура неозкологических дисциплин: аналитические, синтетические и методологические неозкологические дисциплины.

Специфичность подходов и методов. Центральным методом неозкологических исследований — системный подход как конкретное теоретическое выражение материалистической диалектики. Главные направления использования системного подхода — создание системы

понятий и терминов (трансляция системных понятий в неэкологию и наоборот); решение неэкологических проблем с помощью системного подхода.

Структурный анализ как инструмент всестороннего изучения сложных неэкологических проблем, их функциональной структуры. Методы формализации, моделирования и другие (междисциплинарные и универсальные), обеспечивающие изучение неэкологических проблем и задач в пространстве и времени, прогнозирование развития наиболее важных из них.

Блок 5. Законы, закономерности в экологии и неэкологии

Модуль 6. Основные законы, закономерности, правила, принципы и гипотезы неэкологии

Фундаментальная база неэкологии — основные законы, закономерности, правила, принципы, гипотезы неэкологии. Гипотеза Геи, законы логики Аристотеля, Лейбница, закон биогенной миграции, закон константности, законы Коммонера, эколого-термодинамическое правило, правило 10% и другие, принцип направленности эволюции, принцип сукцессивного замещения и др.

Законы природы. Гипотеза, приближенное обобщение, аналогия. Важнейшая термодинамическая характеристика организмов, экосистем, биосферы.

Блок 6. Глобальная неэкология

Модуль 7. Глобальные проблемы неэкологии

Наиболее важные глобальные проблемы неэкологии. Рост населения Земли, расточение ресурсов, отравление и уничтожение всего, что обеспечивает жизнь. Проблемы воды, воздуха, землепользования и лесов, проблемы промышленности, энергетики, отходов, транспорта, туризма, проблемы наводнений, бурь, засух, техногенных катастроф, проблемы войны и мира. Проблемы озона и изменений кли-

мата. Защита озонового слоя. Механизм возникновения парникового эффекта.

Кислотные дожди. Природные и антропогенные источники кислотных дождей. Влияние кислотных дождей на объекты природного и неприродного происхождения. Профилактические мероприятия.

Блок 7. Проблемы экологической безопасности

Модуль 8. Проблемы экологической безопасности

Агроэкологические проблемы. Агроэкология. Проблемы шумового загрязнения. Акустическая экология. Проблемы бытовых отходов. Проблемы пылевого загрязнения. Проблемы физического загрязнения. Проблемы электромагнитного загрязнения; световое, тепловое загрязнения.

Модуль 9. Геоэкология. Загрязнение окружающей среды

Объект и предмет геоэкологии. Принципиальное различие между экосистемой и геоэкосистемой. Комплексная эколого-экономическая система. Амплитуда геосистем. Ландшафтно-экологическая ниша. Понятийно-терминологический аппарат неозологии: загрязнение, складированные отходы, выбросы, стоки, организованные и стихийные выбросы, загрязняющие вещества, качество окружающей среды, качество среды жизни человека, меры качества среды. Классификация загрязняющих веществ по характеру поступления: локальные, точечные, площадные, линейные; по составу: органические, органоминеральные, минеральные. Тяжелые металлы и их определение.

Миграция химических элементов. Геохимическая миграция, геохимический барьер, миграционный поток, геохимический озон, аномалия. Зоны загрязнения. Плотность загрязнения. Критическая плотность.

Влияние загрязнения на живые организмы. ПДВ, ПДС, ПДК. Санитарно-защитная зона. Уровень концентрации загрязняющих веществ.

Пороговая концентрация. Допустимые уровни. Критические уровни. Эколого-геохимическая норма уровня существования человека. Функциональные и морфологические отклонения как прямые и отдаленные экологические последствия. Индексы загрязнения. Расчет индексов.

Модуль 10. Оценка влияния на окружающую среду (ОВОС)

Контроль и управление качеством среды. Оценка влияния на окружающую среду (ОВОС). Основные принципы оценки влияния на окружающую среду. Общие требования, объекты, участники ОВОС. Содержание ОВОС. Идентификация влияния, непосредственная оценка влияния, методы. Интерпретация результатов. Представление результатов оценки.

Экологический контроль и управление качеством состояния окружающей среды. Общие положения. Контроль и управление качеством атмосферного воздуха, водных объектов, почв. Понятийно-терминологический аппарат. Принципы, механизмы, причины и последствия загрязнения. Понятие об экологическом риске, методология современной оценки экологического риска. Схема управления экологией города с других территорий. Методы и способы определения загрязняющих веществ в атмосфере, воде, почвах, организме человека. Проблемы поведения загрязнителей в окружающей среде и живом веществе. Нормативы. Малоотходные и безотходные технологии.

Модуль 11. Основные экологические проблемы Украины

Основные направления государственной политики Украины в области охраны окружающей природной среды, использования природных ресурсов и обеспечения экологической безопасности.

Экологический прогноз. Проблемы загрязнения воздушного бассейна, поверхностных и подземных вод, земельных ресурсов, биологических ресурсов. Проблемы природно-техногенной безопасности (экологическая безопасность). Проблемы трансграничного переноса. Проблемы радиационной безопасности. Проблемы здоровья

населения. Некоторые способы стабилизации состояния окружающей среды.

Модуль 12. Некоторые мировоззренческие вопросы неозологии

Международные организации и международное сотрудничество в решении экологических проблем. Международные программы: геосферная, биосферная и другие. Экологическая информация в информационных системах и базах данных ООН и других организаций. Роль экологического образования и воспитания. Вторичные экологические темы. Экологизация современной науки. Экологическая кибернетика. Аэрокосмический мониторинг. Экология и экономика. Гуманизация научно-технического прогресса. Экологические преступления. Темы по заявкам студентов.

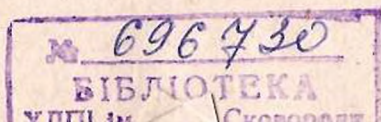
Основная литература

1. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяції і со-
общества/ В 2-х т. — М., 1989.
2. Білявський Г. О. та інші. Основи загальної екології: Підручник. —
Київ, 1995.
3. Будыко М. И. Глобальная экология. — М., 1979.
4. Федоров В. Д., Гильманов Т. Г. Экология. — М., 1980.
5. М'якушко В. К., Вольвач Ф. В. Екологія. — Київ, 1984.
6. Стадницький Г. В., Родионов А. И. Экология: Учеб. пособие. — М., 1988.
7. Сытник К. М. Словарь-справочник по экологии. — Киев, 1994.
8. Реймерс Н. Ф. Природопользование: Словарь-справочник. — М., 1990.
9. Реймерс Н. Ф. Экология (теория, законы, правила, гипотезы)
/В сб.: Россия молодая. — М., 1994.
10. Дедю И. И. Экологический энциклопедический словарь. — Киши-
нев, 1990.
11. Довідник з охорони природи / А. Л. Андрієнко та інші. — Київ, 1985.
12. Яцык А. В., Шматков В. М. Гидроэкология. — Киев, 1992.

13. Мережко О. І., Величко І. М. Таємниці зеленої фабрики. — Київ, 1990.
14. Григорович А. Д. Методы контроля загрязнения воздушного бассейна. — Киев, 1982.
15. Моисеев Н. И. Экология человечества глазами математика. — М., 1988.
16. Микитюк О. М., Злотін О. З. Словник українсько-російсько-англійсько-французький: Посібник для студ. пед. вузів. — Харків, 1995.
17. Основні напрямки державної політики України: Забезпечення екологічної безпеки. — Київ, 1997.
18. Некос В. Е. Основы общей экологии и неозологии. Учеб. пособие /В 2-х ч. — Харьков, 1998.
19. Топчиев А. Г. Геоэкология: географические основы природопользования. — Одесса, 1996.
20. Боков В. А. и др. Геоэкология. Научно-методическая книга по экологии. — Симферополь, 1996.
21. Кормилицин В. И., Цицкишвили М. С., Яламов Ю. И. Основы экологии: Учеб. пособие — М., 1997.
22. Голубец М. А., Кучерявый В. А., Генсирук С. А. и др. Конспект лекций по курсу «Экология и охрана природы»: Теоретические основы общей экологии, охраны природы, комплекс природоохранных мероприятий. — Киев, 1990.
23. Крисоченко В. С. Екологічна культура: теорія і практика. Навчальн. посібник. — Київ, 1996.
24. Angus M. Woodbury Hr. D. Principles of General Ecology — Toronto, 1987.

Дополнительная литература

1. Основы эколого-географической экспертизы /Под ред. К. Н. Дьяконова, Т. В. Звонковой. — М., 1992.



2. Гумилев Л. Н. Этногенез и биосфера Земли. — Л., 1989.
3. Григорьев А. А. Экологические уроки исторического прошлого и современности / Под ред. К. Я. Кондратьева. — Л., 1991.
4. Маркович Д. Ж. Социальная экология: Книга для учителя. — М., 1991.
5. Кузнецов Г. А. Экология и будущее. Анализ философских оснований глобальных прогнозов. — М., 1988.
6. Янишин А. Л., Мелуа А. И. Уроки экологических просчетов. — М., 1991.
7. Ефремов Ю. К., Хозин Г. С. Всемирная стратегия охраны природы. /Новое в жизни, науке, технике. — Сер. «Науки о Земле», №4 — М., 1981.
8. Плотников В. В. На перекрестках экологии. — М., 1985.
9. Сухорукова С. И. Экономика и экология (политэкономический аспект): Учебно-метод. пособие для вузов. — М., 1988.
10. Экология и экономика: Справочник /Под ред. К. М. Сытника. — Киев, 1986.
11. Аверьянов А. Н. Системное познание мира: Методологические проблемы. — М., 1985.
12. Слюсаренко В. К. Эколого-экономическое районирование. — Киев, 1990.
13. Зархина Е. С. Гуманизация научно-технического прогресса. — Владивосток, 1988.
14. Мирзеханова З. Г., Нарбут Н. А. Методические рекомендации по экологической экспертизе размещения промышленных объектов. — Хабаровск, 1990.
15. Дубовник О. Л., Жилинский А. Э. Причины экологических преступлений. — М., 1988.
16. Саратов И. Е. Планетарные экологические явления в атмосфере /В 3-х ч. — Харьков, 1998.
17. Miller G. T., jr. Living in the environment /Ninth edition. — N.-Y., 1996.

Особенности усвоения курса «Основы общей экологии и неозкологии»

Основной особенностью усвоения данного курса является требование самостоятельного изучения не менее 50% его объема.

Это требование существует и выполняется уже около 10 лет — то есть с самого начала подготовки специалистов-экологов в Харьковском госуниверситете. Чрезвычайно важно, что, по имеющимся сведениям, этот принцип вводится повсеместно в системе высшего образования Украины.

Второй особенностью курса являются модульная система изучения и использование тестового контроля (письменного) и рейтинговой оценки знаний студентов, что обеспечивает постоянную упорную работу над курсом.

Третья особенность нацелена, с одной стороны, на облегчение усвоения материала, а с другой — на достижение максимальной эффективности усвоения знаний по курсу. С этой целью используется следующий механизм подачи и усвоения материала студентами: **программная лекция** — **проблемная лекция** — консультативное занятие — тест-контроль по модулю(ям). Исходя из сформулированного выше требования пятидесятипроцентного самостоятельного усвоения объема курса, **программная лекция** является объективно необходимой. Именно в программной лекции освещается весь круг вопросов, подлежащих изучению студентами. Это руководство для определения необходимого объема знаний, гарантирующее успешное выполнение теста. Каждый пункт и вопрос программной лекции должен обязательно присутствовать в тесте.

Проблемная лекция направлена на изложение наиболее важных и сложных вопросов модуля и в целом охватывает не менее 50% всего материала.

Из сказанного очевидно, что взгляд автора на суть проблемной лекции несколько отличается от взглядов других ученых (М. И. Махмута-

ва, 1975; А. М. Матюшкина, 1972; Л. А. Волчегурского, 1976; Т. А. Ильиной, 1976; В. И. Верчасова, 1985 и др.). Но неизменным остается то, что **проблема** согласно философскому определению — это **сложный теоретический или практический вопрос, который требует изучения, разрешения, исследования**. Нельзя не согласиться, что проблема — это разновидность вопроса, ответ на который отсутствует при настоящем уровне знаний и который поэтому вызывает потребность в приобретении новых знаний. Именно это и является главным, а пути достижения — изменчивыми, индивидуальными. И если проблемная ситуация требует сочетания определенных условий и обстоятельств, то проблемный вопрос в этом не нуждается. Но в философском определении проблема — это сложный вопрос, а не ситуация. Тем не менее, где это целесообразно, в пособии сохраняются **основные требования относительно проблемной ситуации**: противоречивость информации, ориентированность на максимальную самостоятельность и познавательную активность студента, появление в процессе преодоления противоречий необходимости в анализе новых ситуаций, которые связаны с рассматриваемой, и т. д. В то же время нет необходимости в создании излишних трудностей в решении проблемы, считает В. И. Верчасов (1985).

Таким образом, проблемная лекция — это не только всестороннее освещение какой-либо проблемы, но и помощь в ее разрешении, именно помощь, а не алгоритм решения.

Консультативное занятие даст возможность студенту задать вопросы преподавателю как по проблемным лекциям, так и по самостоятельно проработанным вопросам (литературе) и окончательно подготовиться к письменному тест-контролю — завершающему этапу овладения материалом определенного блока знаний.

2

ПРОБЛЕМА ОПРЕДЕЛЕНИЯ ОСНОВНЫХ ПОНЯТИЙ. ПРОБЛЕМЫ ГЛОБАЛЬНОЙ ЭКОЛОГИИ

**Программная лекция 1 по модулю 1
«Введение. Общие вопросы экологии» и по
модулю 2 «Проблема определения основных
понятий. Проблемы глобальной экологии»**



Основная цель модулей 1 и 2 — освоение структуры учебного курса в соответствии с программой, знание данной программы, умение изложить цели и задачи курса, актуализация ранее усвоенных основных понятий и дальнейшее развитие знаний по понятийно-терминологическому аппарату, а также знакомство с проблемами глобальной экологии.

В результате освоения материалов модулей формируются следующие знания и умения:

1. Структура курса «Основы общей экологии и неозологии».
2. Цели и задачи курса.

3. Основные особенности усвоения курса. Значение и роль программных, проблемных лекций и консультативных занятий. Роль и значение тестового контроля по модулям программы.
4. Знания, умения и навыки, которые формируются в процессе изучения курса.
5. Определение понятия «экология» по Э. Геккелю, В. Д. Федорову и Т. Г. Гильманову, Г. В. Стадницкому и А. Н. Родионову, Н. Ф. Реймерсу и др. Автор и время первого определения понятия «экология».
6. Причины эволюции понятия. Выявление причин, обусловивших коренное изменение содержания экологии.
7. Экологические исследования. Автор и время первого экологического исследования. Методы экологических исследований.
8. Определение понятия «геоэкология». Автор и время первого определения.
9. Определение понятий «аутэкология», «демэкология», «синэкология». Время их выделения.
10. Определение понятия «система». Основные признаки системы.
11. Определение понятий «биоценоз», «экосистема», «геосистема».
- 11.1. Степень взаимосвязи и принципиальные различия между ними.
- 11.2. Структура экосистемы.
- 11.3. Определение понятия «экологическая пирамида». Трофические цепи. Продуценты, консументы, редуценты.
- 11.4. Отличие экосистем от технических систем.
- 11.5. Иерархия геосистем.
12. Определение понятия «биосфера». Автор и время первого определения. Границы биосферы. Особенности биосферы.
13. Соотношение понятий «охрана окружающей среды» и «охрана природы».
14. Понятие «природопользование». Соотношение понятий «рациональное природопользование» и «охрана природы».
15. Международное сотрудничество в области охраны окружающей среды.

16. Понятие «неоэкология». Структура неоэкологии. Необходимость возникновения неоэкологии как новой науки. Какими факторами вызвана потребность во введении понятия «неоэкология».
17. Элементы глобальной экологии и неоэкологии.
18. Биосфера. Структура биосферы.
19. Атмосфера. Основные составные части, их роль в экологических процессах.
 - 19.1. Гидросфера. Составляющие мирового запаса воды.
 - 19.2. Почвы. Роль почв в развитии живого вещества.
 - 19.3. Живые организмы. Энергетическая пирамида. Автотрофные растения — единственный источник энергии, который поддерживает жизнедеятельность всех видов животных.
20. Глобальные экологические проблемы состояния биосферы.
 - 20.1. Основные глобальные проблемы. Перечень.
 - 20.2. Неконтролируемое размножение человечества. Экологические последствия.
 - 20.3. Расточительность в жизнедеятельности. Последствия.
 - 20.4. Уничтожение и отравление всего, что делает жизнь возможной. Примеры. Последствия.
 - 20.5. Проблема уничтожения лесов (фактические данные). Основные социальные и экологические последствия сокращения площади лесов. Проблема тропических лесов (фактические данные).
 - 20.6. Проблема воды. Нерациональное потребление (примеры, данные). Проблема хлорирования и отдаленные биологические эффекты.
 - 20.7. Проблема теплового загрязнения.
 - 20.8. Основные загрязнители биосферы.
 - 20.9. Десять главных поллютантов биосферы (назвать). Основные источники каждого из загрязнителей. Экологические последствия влияния каждого загрязнителя из приведенной «десятки».
 - 20.10. Экологический императив.

Литература

1. Программа учебного курса «Основы общей экологии и неозоологии».
2. Некос В. Е. Основы общей экологии и неозоологии: Учеб. пособие /В 2-х ч. — Харьков, 1998. — Ч. I.
3. Федоров В. Д., Гильманов Т. Г. Экология. — М., 1980.
4. М'якушко В. К., Вольвач Ф. В. Екологія. — Київ, 1984.
5. Стадницький Г. В., Родионов А. И. Экология: Учеб. пособие — М., 1988.
6. Боков В. А. и др. Геоэкология. Научно-методическая книга по экологии. — Симферополь, 1996.
7. Реймерс Н. Ф. Природопользование: Словарь-справочник. — М., 1990.
8. Дедю И. И. Экологический энциклопедический словарь. — Кишинев, 1990.
9. Довідник з охорони природи /А. Л. Андрієнко та ін. — Київ, 1985.
10. Сытник К. М. и др. Биосфера, экология и охрана природы. Справочн. пособие. — Киев, 1987.
11. Гродзинський М. Д. Основи ландшафтної екології. — Київ, 1993.
12. Сочава В. В. Введение в учение о геосистемах. — М., 1978.
13. Будыко М. И. Глобальная экология. — М., 1977.
14. Плотников В. В. На перекрестках экологии. — М., 1985.
15. Моисеев Н. И. Экология человечества глазами математика. — М., 1988.
16. Топчиев А. Г. Геоэкология: географические основы природопользования. — Одесса, 1996.
17. Эдберг Р., Яблоков А. Трудный путь к воскресению (Диалог на пороге третьего тысячелетия). — М., 1988.

Приведенный перечень вопросов, подлежащих изучению, свидетельствует о том, что основная задача данного модуля — с одной сторо-

ны, возобновление (восстановление) знаний по понятийно-терминологическому аппарату экологии, усвоенных ранее, с другой — освоение новых понятий. Это крайне необходимо, так как последующий материал может быть успешно усвоен только при условии свободного владения этими основополагающими знаниями.

Вместе с тем это только «капля в море» определений одного только понятия «экология». Поэтому необходимо не только восстановление ранее приобретенных знаний, но и пополнение базы понятийно-терминологического аппарата. В этом и состоит основная цель проблемной лекции по данному модулю.

**Проблемная лекция 1 по модулю 1
«Введение. Общие вопросы экологии» и по
модулю 2 «Проблема определения основных
понятий. Проблемы глобальной экологии»**

**ОПРЕДЕЛЕНИЕ ОСНОВНЫХ ПОНЯТИЙ. МЕТОДЫ.
СИСТЕМЫ. БИОСФЕРА**

Учитывая дискуссионность понятия «проблемная лекция», следует заострить внимание студентов на том, что именно является проблемным в предложенных вопросах, есть ли необходимость их разрешения и какие пути предлагаются для самоопределения в этих проблемах.

Соответственно обстоит дело и с определениями понятий. Разве это не информационное противоречие (основной признак проблемности), когда только центральное понятие «экология» имеет более десятка определений? Разве нет противоречий в определении понятия «экология», данном ее основоположником Э. Геккелем в 1866 году, и дефинициями этого же понятия на современном этапе? Студенту необходимо усвоить

существующие противоречия путем максимальной интенсификации познавательной деятельности, проанализировать сложившуюся ситуацию и определиться в решении этой нелегкой проблемы.

В связи с этим приведем некоторые определения для того, чтобы проследить за их многообразием еще на стадии развития экологии как традиционной биологической науки, не говоря уже о современной экологии, которая коренным образом отличается от традиционной и давно является самостоятельной междисциплинарной отраслью знаний. Начнем с того, что в украинской и русской научной литературе геккелевское определение приводится крайне некорректно. Одни авторы приводят определение, предложенное Э. Геккелем в 1866 году, другие — относящееся к 1868 году, третьи — излагают общее содержание определения.



Вопрос о том, что же, собственно, является «геккелевским» определением понятия «экология», остается открытым.

Обычно предлагаются определения Э. Геккеля, которые наиболее распространены. Так, в 1866 году в монографии «Общая морфология организмов» Э. Геккелем введено такое определение:

«Экология — наука о связи организмов с окружающей средой, куда мы относим в широком понимании все условия существования» (цит. по: В. К. Мьякушко, Ф. В. Вольвач, 1984).

У И. И. Дедю (1990) приводится такое определение экологии Э. Геккеля: **«Экология — наука о взаимоотношении организмов между собой точно так же, как хорология — наука о географическом и топографическом распределении организмов... Это физиология взаимоотношений организмов со средой и друг с другом».**

В другом произведении Э. Геккеля «Природная история мироздания» имеется такое определение:

«Под экологией необходимо понимать сумму знаний, которая относится к экономике природы: изучение всей совокупности вза-

имоотношений *животных* (курсив наш — авт.) с окружающей средой как органической, так и неорганической и, прежде всего, их дружеских или враждебных отношений с теми животными и растениями, с которыми они непосредственно или опосредованно вступают в контакт» (цит. по: В. К. Мьякушко, Ф. В. Вольвач, 1984).

Н. Наумов собрал целую коллекцию определений понятия «экология». Приведем только некоторые из них. Так, Ф. Клеменс (1920) определял экологию как «науку о сообществах», а видный английский эколог Г. Элтон (1937) — как «научную естественную историю, имеющую дело с социологией и экономикой животных». Известный американский ученый Х. Б. Одум в 1959 году сформулировал всеобъемлющее определение, которое звучит следующим образом: «**Экология — это изучение структуры и функций природы**». Французский исследователь Р. Дажо (1975) в книге «Основы экологии» приводит чисто биологическое определение:

«Экология — наука, изучающая условия существования животных организмов и взаимосвязи между организмами и средой, в которой они обитают».

Иначе выглядит определение, данное академиком И. П. Герасимовым (1985). Он пишет, что «правильнее толковать экологию как **специфический общенаучный подход к изучению различных объектов природы и общества наряду, скажем, с системным и другими подходами**. Цель экологического подхода — выявление и исследование связей, существующих между изучаемым той или иной наукой объектом и окружающей его средой. В своих же приложениях он должен базироваться на знаниях различных наук (география, биология, социология и т. д.)». Другой крупнейший ученый, академик С. Шварц в 1972 году подчеркивал, что экология — это «**наука о законах, управляющих жизнью растений и животных в естественной среде обитания**». Кстати, именно С. Шварц утверждал, что берется привести сто определений экологии и все они будут верны.

Характерно, что в определении С. Шварца на передний план выдвигается терминологический элемент «управление», который нередко присутствует и у других исследователей. Приведем высказывание известного американского эколога Э. Макфедьена: «Экология посвящена изучению взаимоотношений живых организмов, растительных и/или животных, со средой; она имеет целью выявить принципы, управляющие этими отношениями. Эколог исходит из того, что такие принципы существуют. Поле его исследований — это все разнообразие жизненных условий, в которых находятся изучаемые растения и животные, их систематические положения, их реакция на воздействия среды и друг на друга, а также изучение физических и абиотических факторов, образующих абиотическую среду».

Так же и В. Дежкин (1975) отмечает: «Внимание экологии постоянно сосредоточено на познании глубоких связей в природных системах. Никакая рациональная хозяйственная деятельность невозможна без учета этих взаимосвязей. Поэтому экология и превращается в науку об управлении природными ресурсами в процессе их эксплуатации и охраны — глобальную экологию. Это часть классической экологии, на основе которой сейчас быстро растет новая экологическая наука».


Из сказанного выше логически вытекает появление терминологического элемента «управление», более того — как только в понятие «экология» включается терминологический элемент «система», автоматически за ним следует терминологический элемент «управление».

В чем же причина того, что авторы определений пытаются включить в понятие «экология» не только всю природу, но и многие другие отрасли знаний? Вернемся к высказываниям уже упоминавшегося нами американского эколога Э. Макфедьена, который констатировал: «Приходится признать, что эколог — это нечто вроде дипломированного вольнодумца. Он самовольно бродит по законным владениям ботаника и зоолога, систематика, физиолога, метеоролога, зоопсихолога, геолога, физика и даже социолога. Он браконьерствует во всех названных и во многих других уже сложившихся и почтенных дисциплинах».

ВЫВОД

Какое бы количество определений мы ни рассматривали, в каждом из них присутствуют по крайней мере два аспекта: 1) ряд исследователей по-прежнему пытаются в той или иной мере придерживаться первичного определения, данного Э. Геккелем, так или иначе его корректируя — что совершенно правомерно; 2) другая группа, сохраняя базовые терминологические элементы геккелевского определения, вводят новые, пытаясь отразить те глубочайшие изменения в содержании самой науки, которые произошли за сотню с лишним лет ее существования, при этом начисто забывая о приоритете первого определения.

Вполне очевидно, что ни в первом, ни во втором случае результат не достигается, ибо в силу объективных и субъективных причин коренным образом изменилось содержание самой науки и никакие коррективы не в состоянии объединить старое понятие с новым содержанием науки. Требуется совершенно иной подход.

 Безусловно, следует сохранить экологию в том понимании, которое вкладывал в свое определение Э. Геккель, а то, что сейчас именуют «современной экологией», определить как новую науку, возникшую на классической основе, — **неоэкологию** с присущим ей объектом исследования, методами, понятийно-терминологическим аппаратом и, разумеется, структурой.

Подробно об этом речь пойдет во второй части учебного пособия, а сейчас, чтобы четко разграничить традиционную и современную экологию, необходимо осознать, что эти две части экологии являются **относительно самостоятельными науками**. При том, что у обеих имеется общая основа — взаимоотношения живых организмов между собой и средой.



Хотелось бы особо подчеркнуть, что без изучения традиционной (геккелевской) экологии невозможно полноценное понимание современной экологии, то есть неозологии.

Не меньше неопределенностей и с понятием «геоэкология». Студентам уже известны определения этого понятия по Н. Ф. Реймерсу и И. И. Дедю. Напомним их. Н. Ф. Реймерс (1990) формулирует следующим образом:

«Геоэкология — раздел экологии (по другим воззрениям — географии), исследующий экосистемы (геосистемы) высших иерархических уровней — до биосферы включительно (синонимы: ландшафтная экология; биоценология)». И. И. Дедю (1990) приводит следующее определение со ссылкой на К. Троля (1966): **«Геоэкология — экология ландшафтов».** В то же время в «Экологическом словаре» (1993) понятие определяется несколько иначе:

«Геоэкология — практический раздел экологии, занимающийся изучением региональных и глобальных изменений компонентов природной среды, обусловленных техногенным воздействием; в конкретной практике объектом изучения геоэкологии являются экосистемы или их составные части: почвы, поверхностные и подземные воды, приземная атмосфера и горные породы».

С точки зрения авторов, эта отрасль экологии изучает только техногенно измененные компоненты.

Авторы научно-методической книги «Геоэкология» (В. А. Боков и соавт.), в свою очередь, считают, что геоэкология анализирует разнообразные цепочки связей между природой, человеком, социумом и хозяйством, предлагает пути рациональной пространственной организации природных, социальных и хозяйственных систем. Они подчеркивают, что сфера интересов геоэкологии в большей степени пересекается с географией, но в геоэкологии более четко, чем в географии, просматривается оценочный, то есть субъективный подход. Объектом изучения геоэкологии являются «геоэкосистемы — управля-

емые или контролируемые человеком территориальные системы, представляющие участки ландшафтной сферы с характерными для них процессами тепло- и влагообмена, биохимическими круговоротами, определенными видами хозяйственной деятельности и социокультурных отношений».

В «Словаре-справочнике по экологии» (К. Сытник и др.) определение понятия «геоэкология» вообще отсутствует, что, вероятно, отражает взгляды авторов.

Таким образом, в определении понятия «геоэкология» также существуют разногласия. В известной мере это закономерно, поскольку происходит процесс становления науки и формирования понятийно-терминологического аппарата.

Основными методами экологического исследования являются: *наблюдение, эксперимент и моделирование.*

При **наблюдении** важнейшим является определение средней величины и среднеквадратичного отклонения. По значению среднеквадратичного отклонения возможно определить вариабельность признака, выяснить, какая доля отклонения от среднего показателя приходится на одну вариацию фактической выборки. **Эксперимент** может проводиться в полевых и в лабораторных условиях.



Так как природа имеет системный принцип организации, то методологической основой ее исследования является **системный подход**. Конечная цель исследования есть построение модели системы, которая адекватно отражает саму систему.

При этом используются как концептуальные, так и математические модели. **Концептуальная модель** состоит из научного описания экосистемы, сопровождающегося блок-схемой системы, таблицами, графиками и т. п. **Математическая модель** обычно представлена совокупностью некоторых дифференциальных уравнений и неравенств, решение которых позволяет предвидеть изменения поведения модели в случае изменения величин тех или иных факторов.

Некоторые авторы выделяют в качестве отдельного метода *эмпирические исследования*, позволяющие изучать состояние биосферы по отложениям.

М. Будыко (1977) в числе методов исследования выделяет *наблюдение на стационарах* и *экспедиционные исследования*. В настоящее время в мире действуют около 10 000 метеостанций, 1000 актинометрических станций, около 1000 аэрологических станций (с помощью зондов контролируется режим свободной атмосферы до высоты 30—40 км), корабли погоды (количество их невелико). Выполнено около 200 000 океанографических станций. В Европе и Северной Америке существует один гидрологический пункт на 1—2 тыс. км². Здесь ведется контроль за главной характеристикой гидрологического режима — величиной речных стоков. Значительно меньший контроль осуществляется за биологическими компонентами. Важную роль в этом играют МБП — международные биологические программы, основная цель которых — изучение продуктивности живых организмов. Для этих целей нередко применяются спутники. Необходимы также исследования характера изменения биологических компонентов в прошлом. Очень важный метод — численное моделирование атмосферных процессов, фотосинтеза.



Главная задача геоэкологии — разработка прогнозов возможных изменений биосферы. С этой целью, как отмечает М. Будыко, необходимо вести исследования в семи основных направлениях:

1. изучение компонентов биосферы с целью составления их подробного количественного описания по всем районам земного шара;
2. изучение круговоротов энергии и главных видов минерального и органического вещества в биосфере;
3. построение численных моделей для каждого компонента биосферы, затем численной модели для биосферы в целом;
4. получение эмпирических материалов о состоянии биосферы в геохимическом прошлом для выяснения закономерностей эволюции биосферы;
5. применение численных моделей для реконструкции прошлого, что поможет воссоздать процесс эволюции биосферы; сравнение результатов расчетов из-

- менений биосферы с эмпирическими данными с целью выяснения возможностей использования численных моделей при разработке прогнозов;
6. применение численных моделей для прогнозов антропогенных изменений биосферы, а также прогнозов ее изменений под влиянием естественных причин с целью использования этих прогнозов в обосновании оптимальных путей хозяйственного развития;
 7. изыскание методов воздействия на крупномасштабные процессы в биосфере для создания глобальной системы регулирования биосферы в интересах человеческого общества.

Кроме того, для традиционной экологии характерны разнообразные биологические методы. Широко используются химические, физические и другие методы, обеспечивающие получение данных о функционировании живого вещества.

Экологические исследования как таковые возникли задолго до появления первого определения понятия «экология». Разве не удивительно, что еще за две тысячи лет до нашей эры на пирамиде Хеопса были высечены следующие иероглифы: «Люди погибли от неумения пользоваться числами природы и от незнания настоящего мира». Еще в 1273 году английский король Эдуард IV издал первый закон об охране окружающей среды, запрещающий использование каменного угля для отопления жилищ в Лондоне, а первым в России глубоким экологическим исследованием животного мира отдельного региона является труд Н. А. Северцева (1855).

Обратимся к основным вехам становления экологии как науки. Спустя почти 50 лет после появления понятия «экология» было официально принято разделение экологии растений на аутэкологию, синэкологию и демэкологию. Позднее это деление было распространено на экологию животных и общую экологию. Это, как известно, произошло в 1910 году в Брюсселе на III Ботаническом конгрессе.

По К. Сытнику (1994), *аутэкология, экология видов* — наука о приспособляемости отдельных видов растений и животных к условиям обитания.

Синэкология — раздел экологии, который, в отличие от аутоэкологии, изучает многовидовые сообщества организмов (биоценозы и экосистемы). Термин предложен в 1902 году швейцарским ботаником К. Шретером и относится к учению о фитоценозах.

Демэкология (дем — локальная популяция) — раздел общей экологии, изучающий структурные и функциональные характеристики локальных популяций, динамику их численности, внутрипопуляционные группировки и их взаимоотношения.

Для понимания значения определений понятий «экосистема», «геосистема» и др., где терминоэлемент «система» играет ведущую роль, необходимо, опираясь на элементы системного анализа, уяснить, в чем состоит суть понятия «система». Приведем определение этого понятия в экологии (К. Сытник, 1994):

«Система — саморазвивающаяся и саморегулирующаяся, открытая (по крайней мере, термодинамически), определенным образом упорядоченная материальная и/или энергетическая совокупность, существующая и управляемая как относительно устойчивое единое целое за счет взаимодействия, распределения и перераспределения имеющихся, поступающих извне и продуцируемых совокупностью веществ, энергии и информации, а также обеспечивающая преобладание внутренних связей (в том числе перемещений веществ, энергии, информации) над внешними».

По определению одного из создателей общей теории систем Л. Берталанфи, система — это комплекс элементов, которые находятся во взаимодействии. По Н. Д. Урсулу, система — это органическое множество, которое образует целостное единство.



Экологическая система имеет те же признаки, которыми обладает любая иная система (рис. 1). В их числе:

- 1) **целостность и обособленность** (изменение одного свойства обязательно вызывает изменение всех других — признак целостности, а наоборот — обособленности);
- 2) **прогрессирующая изоляция** (вызывает или распад, или рост);

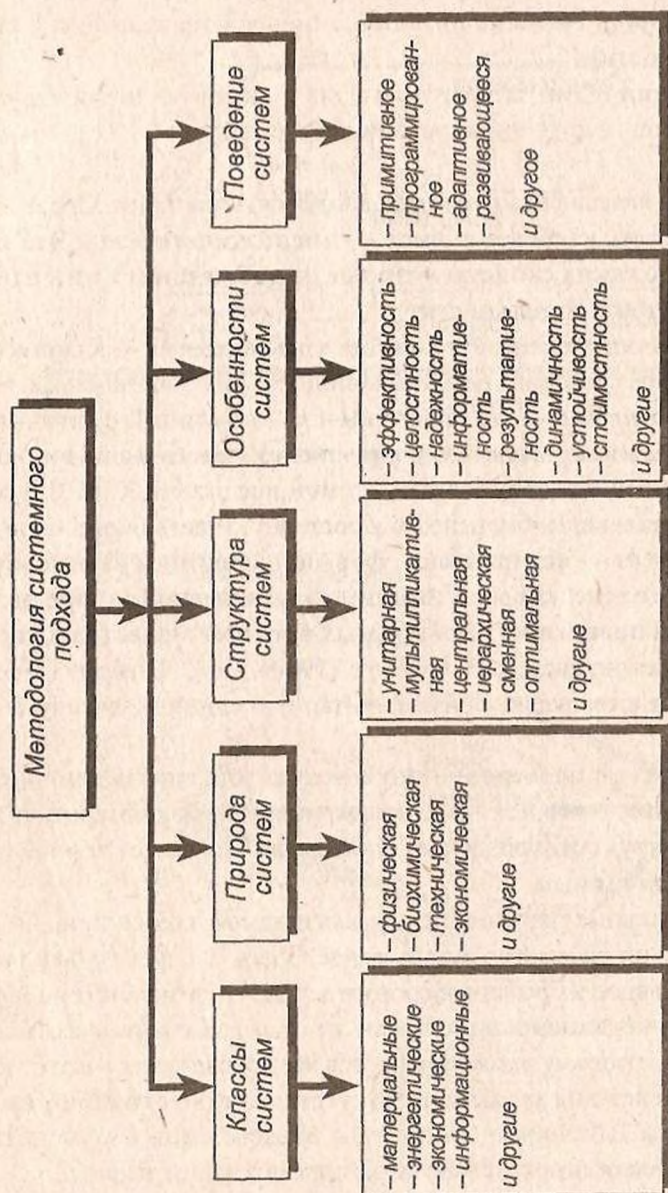


Рис. 1. Базовая структура формирования методологии системного подхода

- 3) **прогрессирующая систематизация** (изменения направлены в сторону целостности);
- 4) **централизация** (один элемент или одна подсистема играют доминирующую роль в функционировании системы).

По другим классификациям выделяются иные свойства. Среди них необходимо назвать наиболее важное — *эмерджентность*. Это наличие в системе таких свойств, которые не наблюдаются ни у одного из ее элементов в отдельности.

Исчерпывающе определить понятия «экосистема» и «геосистема» затруднительно без усвоения понятий «биоценоз» и «биогеоценоз». Напомним, что **биоценоз** — это совокупность популяций различных видов растений, животных и микроорганизмов, населяющих какой-либо участок земной поверхности. Термин предложен К. Мёбиусом (1877), рассматривавшим биоценоз как составную часть биогеоценоза.

Биогеоценоз — исторически сформировавшийся взаимообусловленный комплекс живых и неживых компонентов однородного участка земной поверхности, связанных обменом вещества и энергии. Данное понятие ввел В. Н. Сукачев (1940). По С. Шварцу (1969), биогеоценоз представляет собой элементарную единицу, ячейку биосферы (рис. 2).

Таким образом, биоценоз — это совокупность живых компонентов, а биогеоценоз — это не только живая, но и неживая материя, которая, взаимодействуя с живой, делает определенный участок земной поверхности неповторимым.

Принципиальные различия между экосистемой и геосистемой и их иерархия детально рассматривались ранее. Здесь следует только подчеркнуть, что главное их различие состоит в том, что в **экосистеме компоненты всегда неравноправны**, то есть в ней всегда имеется «хозяин», по отношению к которому рассматриваются все другие компоненты; кроме того, для экосистемы характерно отсутствие четких границ между ее компонентами. В отличие от экосистемы, в геосистеме все компоненты равноправны и имеют относительно четко определенные границы.

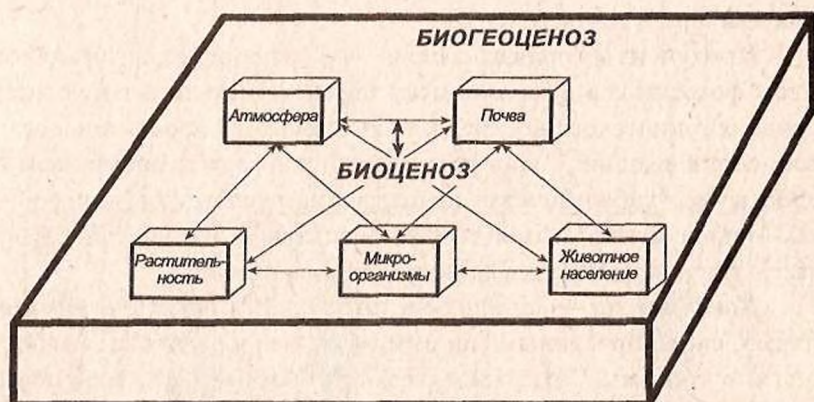


Рис. 2. Схема биогеоценоза

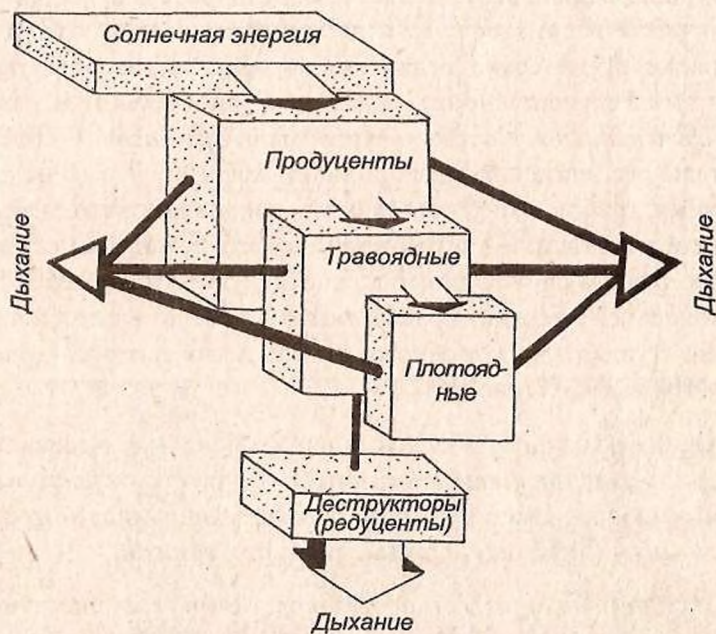


Рис. 3. Схема главных составляющих экосистемы

В числе ключевых понятий общей экологии — продуценты, консументы и редуценты (рис. 3).

Продуценты (производители) — 1) автотрофы, которые посредством фотосинтеза и хемосинтеза запасают потенциальную энергию в виде органического вещества, полученного из простых неорганических составляющих; 2) организмы, которые служат источником получения какого-либо вещества, используемого человеком (микроорганизмы — продуценты антибиотиков; растения — продуценты эфирных масел, фармакологически ценных соединений и др.).

Консументы — организмы, питающиеся органическими веществами, синтезированными автотрофами, непосредственно либо через другие организмы. Сюда относятся все животные, часть микроорганизмов (паразитические и сапрофитные) и растения.

Редуценты (деструкторы) — организмы, главным образом бактерии и грибы, в процессе жизнедеятельности минерализующие мертвое органическое вещество, то есть превращающие его в более или менее простые неорганические соединения, которые затем используются продуцентами. Редуценты — это «очистители» биосферы от загрязнителей.

Цепи питания, пищевые цепи, трофические цепи — объект особо пристального внимания традиционной экологии. Это виды растений, животных, грибов и микроорганизмов, связанные друг с другом отношениями типа пища — потребитель, то есть организмы каждого предыдущего звена служат пищей для последующего с потерей 80—90% потенциальной энергии. В цепь питания обычно входят четыре-пять звеньев. Существует два основных типа цепей питания — *пастбищный* и *детритовый* (рис. 4).



Одним из наиболее важных понятий общей экологии является понятие «**экологическая пирамида**». Существует несколько видов экологических пирамид: пирамида биомассы, пирамида возрастная, пирамида чисел (пирамида Элтона), пирамида энергии.

Каждый вид пирамиды представляет собой графическую модель, выражающую ту или иную систему отношений. Например, пирамида

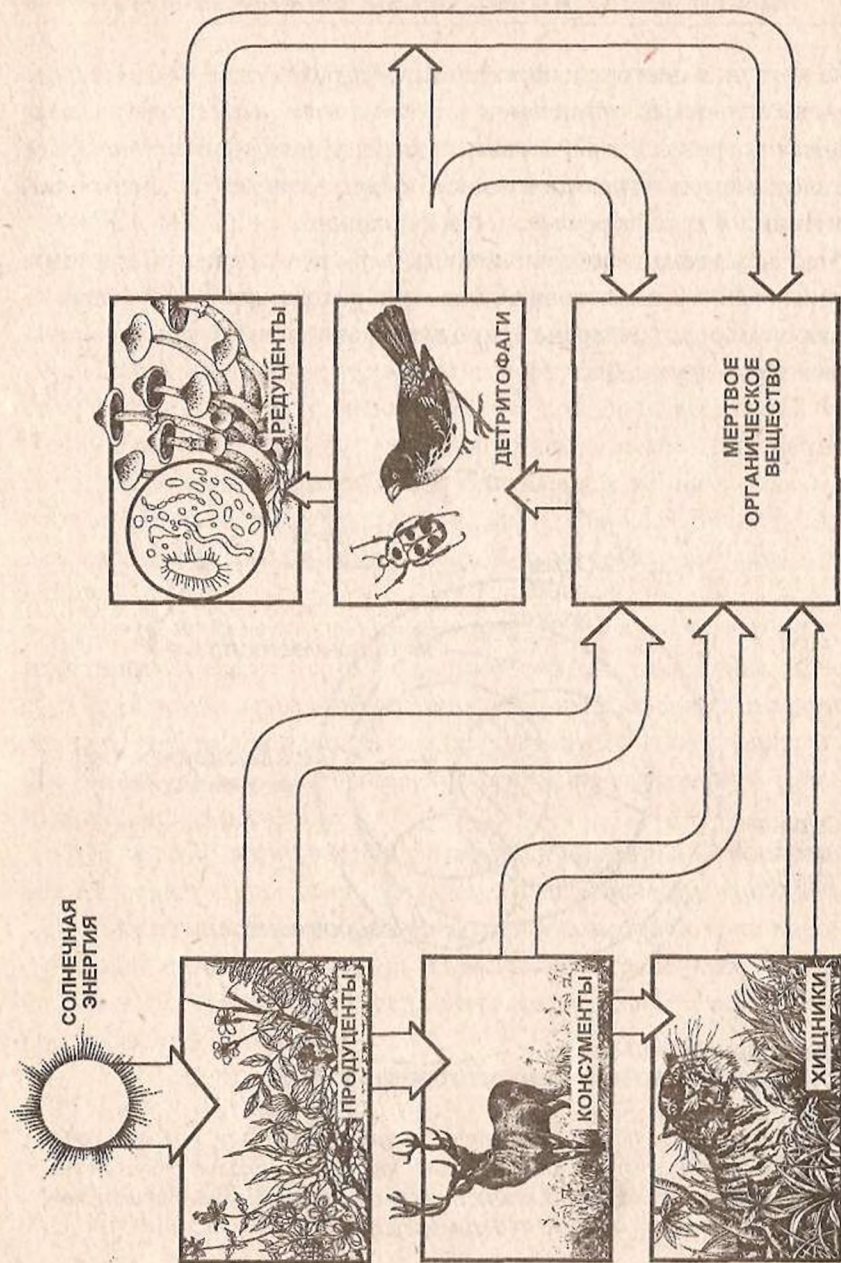


Рис. 4. Обобщенная схема трофической структуры сообщества

Элтона — тип экологической пирамиды, отражающий соотношение между численностью организмов и последовательно соподчиненных трофических уровней цепей питания в биотических сообществах. Экологические пирамиды дают наглядное представление об основных этапах биогенного круговорота веществ в природе.

Неотъемлемыми составляющими терминологической системы экологии являются такие понятия, как «природопользование», «охрана окружающей среды», «охрана природы», «рациональное природопользование» и ряд других (рис. 5).

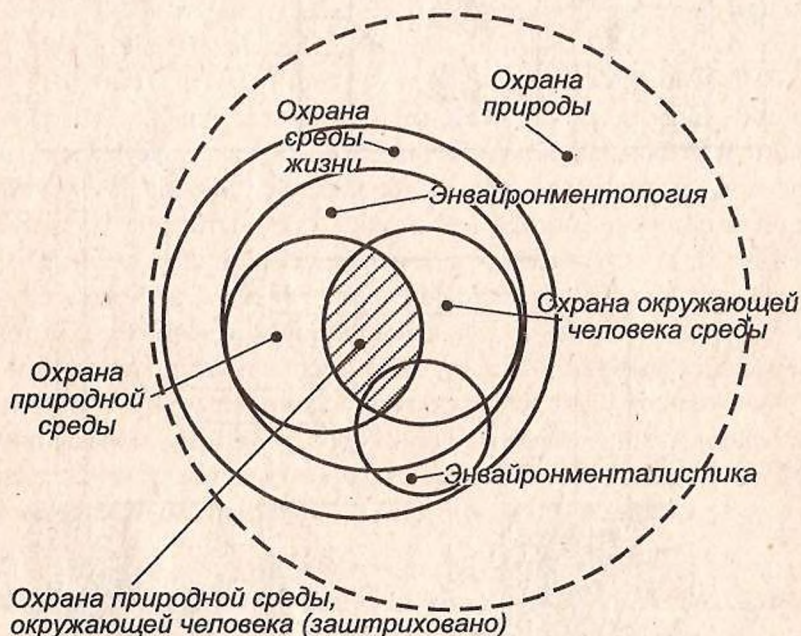


Рис. 5. Соотношение объемов понятий: «охрана природы»; «охрана среды жизни»; «энвайронментология»; «охрана природы»; «охрана окружающей человека среды»; «охрана природной среды»; «энвайронменталистика» (по Н. Ф. Реймерсу, 1990)

По Н. Ф. Реймерсу (1990), **природопользование** — это: 1) совокупность всех форм эксплуатации природно-ресурсного потенциала и мер по его сохранению. Природопользование включает: а) извлечение и переработку природных ресурсов, их возобновление или воспроизводство; б) использование и охрану природных условий среды жизни и в) сохранение (поддержание), воспроизводство (восстановление) и социальное изменение экологического баланса (равновесия, квазистационарного состояния) природных систем, что служит основой сохранения природно-ресурсного потенциала развития общества; 2) совокупность производительных сил, производственных отношений и соответствующих организационно-экономических форм и учреждений, связанных с первичным присвоением, использованием и воспроизводством человеком объектов окружающей его природной среды для удовлетворения материальных и культурных потребностей общества.

По И. И. Дедю (1990), природопользование — 1) теория и практика рационального использования человеком природных ресурсов; 2) сфера производственной деятельности, направленной на удовлетворение потребностей настоящих и будущих поколений в качестве и разнообразии окружающей природной среды, на улучшение использования природных ресурсов.

По К. М. Сытнику (1994), природопользование — рациональное использование природной среды для удовлетворения экологических, экономических, культурно-оздоровительных потребностей настоящих и будущих поколений с учетом ближайших и отдаленных последствий в изменениях окружающей среды под влиянием хозяйственной деятельности и роста населения.

Что касается понятия **«охрана окружающей среды»**, то, по К. М. Сытнику (1990), это — система международных, государственных, региональных и локальных технических, административных, управленческих и общественных мероприятий по обеспечению оптимальных физических, химических и биологических параметров функцио-

нирования природных систем. Близкие к этому определения дают Н. Ф. Реймерс (1990) и др.

Охрана природы, по К. М. Сытнику и др. (1994), это комплексная система международных, государственных и общественных мероприятий, направленных на рациональное использование, воспроизводство и охрану природных ресурсов, защиту природной среды от загрязнений и разрушений в интересах удовлетворения материальных и культурных потребностей как существующих, так и будущих поколений. По Н. Ф. Реймерсу (1990), охрана Природы (с заглавной буквы как универсума планеты Земля) — это мероприятия по сохранению глобальной системы жизнеобеспечения человечества на условно бесконечный срок.

Рациональное природопользование, по Н. Ф. Реймерсу (1990), — это система деятельности, призванная обеспечить экономную эксплуатацию природных ресурсов и условий и наиболее эффективный режим их воспроизводства с учетом перспективных интересов развивающегося хозяйства и сохранения здоровья людей.

По И. И. Дедю (1990), рациональное природопользование призвано обеспечить необходимые условия для процветания человечества и получения материальных благ, максимальное использование каждого природного территориального комплекса и одновременное предотвращение возможных негативных влияний процессов производства на процветание природы, ее компонентов.

По К. М. Сытнику и др. (1994), рациональное природопользование — разумное освоение природных ресурсов, предотвращение возможных вредных последствий человеческой деятельности, поддержание и повышение продуктивности и привлекательности природных комплексов и отдельных природных объектов.

На основе содержания приведенных понятий формируется база для рассмотрения понятия «глобальная экология». Его целесообразно разделить на две части: первая часть — общая, содержащая сведения о биосфере и о ее состоянии; вторая — неозология, которая рассматривает влияние загрязнителей на состояние биосферы.



В числе центральных проблем глобальной экологии — кислотные дожди и состояние озонового слоя, которые будут рассмотрены ниже.

Впервые термин «биосфера» употребил Ламарк (1802). В науку термин «биосфера» ввел Зюсс (1875), понимая под этим особую земную оболочку, охваченную жизнью. Современное представление о биосфере сформировано В. И. Вернадским. Напомним, что границы биосферы в атмосфере простираются до слоя озона (25 км над уровнем моря), в гидросфере — до максимальных глубин океана (11 км), в литосфере — до 3 км, уровня залегания нефтеносных слоев. Биосфера возникла с появлением жизни около 4 млрд. лет назад. Она включает организмы (3 млн. видов) и их остатки, зоны атмосферы, гидросферы, литосферы, населенные и видоизмененные этими организмами, живое вещество, биогенное вещество (продукты жизнедеятельности организмов, осадочные породы органического происхождения), биокосное вещество (горные породы магматического и неорганического происхождения, воду, переработанные и видоизмененные живыми организмами), вещества космического происхождения.



Особенность биосферы — биогенная миграция атомов химических элементов, вызванная энергией Солнца и энергией, участвующей в процессах обмена веществ, росте, размножении организмов.

Как видно из сказанного, уже в определении структуры биосферы существуют некоторые расхождения. Это касается как содержания термина, так и собственно определения.

Так, М. И. Будыко (1977) предлагает следующую структуру: атмосфера, гидросфера, почвы, живые организмы. В связи с этим приведем и некоторые другие определения данного понятия. По определению В. А. Ковды (1971), биосфера — это внешняя оболочка земного шара, в которой развивалась и развивается жизнь большого количества разнообразных организмов, населяющих поверхность суши, почвы, нижние слои атмосферы и гидросферы, и представляющая собой чрезвычайно сложную общепланетарную, термодинамическую открытую саморегулирующую систему живого и неживого вещества.

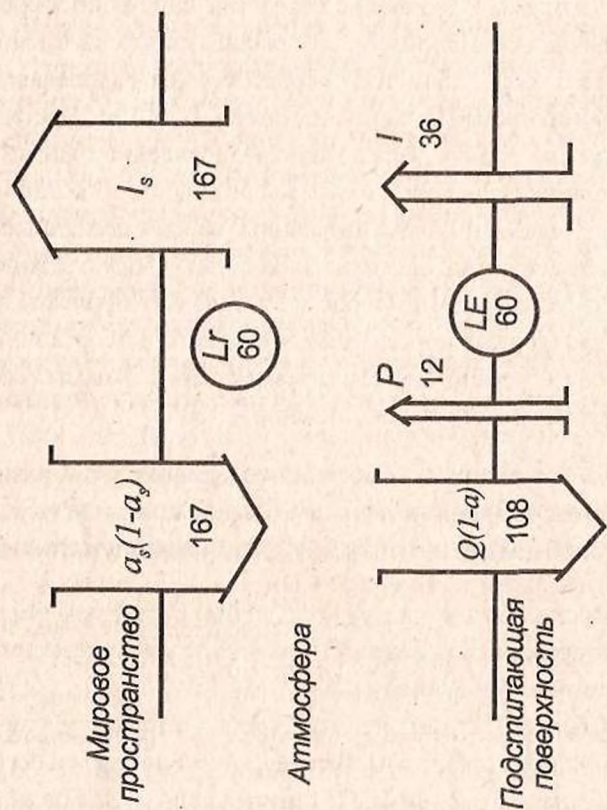


Рис. 6. Энергетический баланс Земли. Составляющие энергетического баланса приводятся в ккал/см²·год (по М. И. Будыко, 1997)

Биосфера, с одной стороны, состоит из большого числа разнообразных систем, между которыми существуют тесные материально-энергетические и информационные связи; с другой — ее структурно-функциональная организация определяет строение и режим функционирования всех подчиненных ей систем, в том числе популяций и даже отдельных организмов (В. И. Вернадский, 1967; М.М. Камшилов, 1974; В. А. Ковда, 1975; И.И. Шмальгаузен, 1968).

На явления саморегуляции в биоценозе обращает внимание и А. Н. Тюрканов (1970). По его мнению, основной механизм стабилизации биоценотического процесса находится в почвах, а надежность работы биогеоценоза как сложной системы прямых и обратных связей между его звеньями обеспечивается почвенными организмами, которые осуществляют деструкцию и реутилизацию метаболитов высших растений. Подробно описаны все составляющие биосферы, их взаимосвязь, а также дано представление о ее сложности и целостности в книге известного исследователя Г. Т. Миллера «Жизнь в окружающей среде» (1996).

Представление о глобальной экосистеме — биосфере окажется далеко не полным, если не будут детально освещены вопросы *фотосинтеза и круговорота веществ в биосфере, сущность биологических круговоротов*.



Все природные процессы за редкими исключениями обусловлены солнечной радиацией, которая является единственным источником энергии для их функционирования. Принципиальную роль здесь играет схема преобразования солнечной энергии.

Этот вопрос достаточно полно освещен в литературе, которую необходимо проработать самостоятельно. Здесь мы подчеркнем только следующее.

В среднем поток солнечной радиации, достигающий Земли, составляет 1000 ккал/см² в год. Вследствие шарообразности планеты на единицу поверхности внешней границы атмосферы поступает 1/4 от

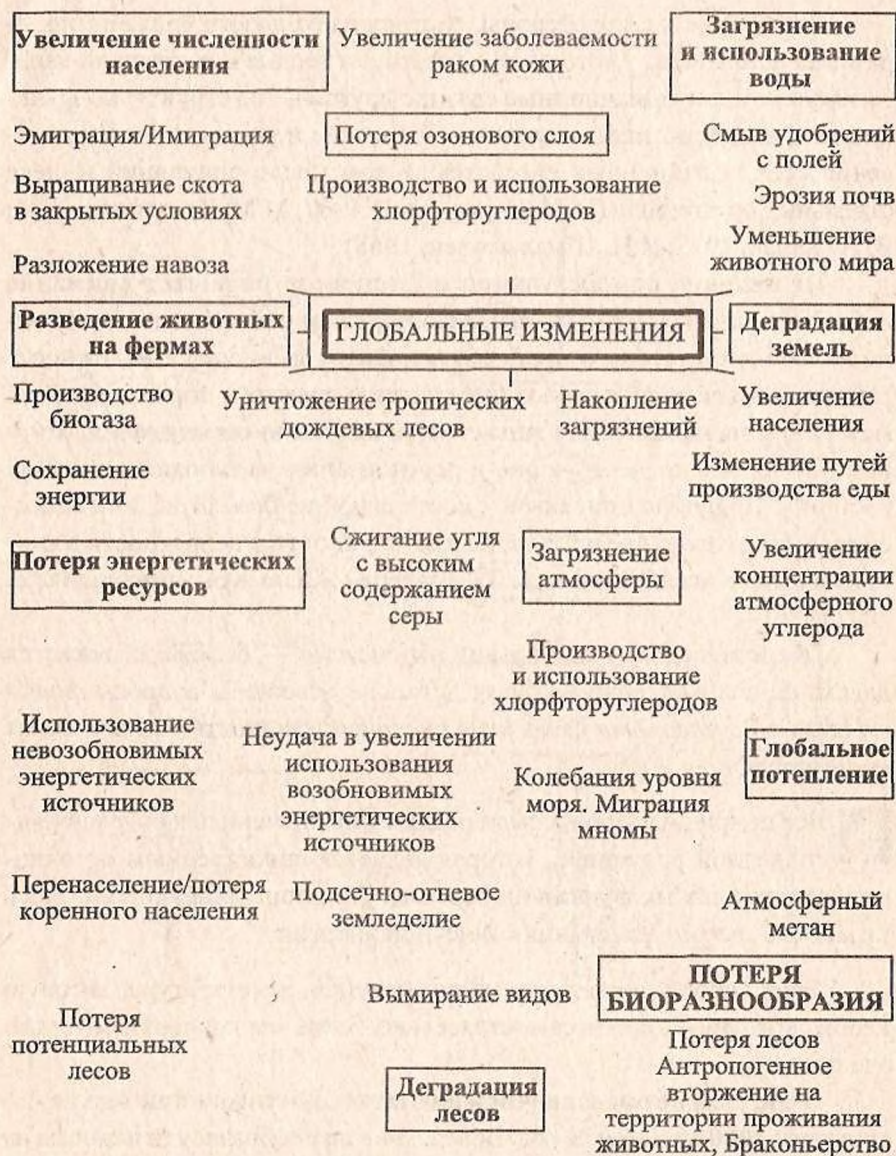


Рис. 7. Глобальные изменения и ключевые экологические проблемы

общей величины потока — около 250 ккал/см^2 в год, причем приблизительно 170 ккал/см^2 в год поглощается поверхностью Земли. Земля, в свою очередь, нагревает атмосферу и обуславливает возникновение различных атмосферных процессов. С характером функционирования атмосферы тесно связаны и особенности жизнедеятельности всего живого (рис. 6).

Влагооборот в биосфере включает в себя обмен водой между гидросферой, атмосферой, верхними слоями атмосферы и живыми организмами (ниже мы будем детально рассматривать круговорот воды). Процесс влагооборота описывается уравнением водного баланса, составленным для различных компонентов биосферы.

Особо следует подчеркнуть *узость температурных границ существования цивилизации*, которые заключены в пределах изменения температуры от $+3...+4$ до $-2...-3^\circ\text{C}$.

Эволюция биосферы прослеживается с помощью численных моделей. В настоящее время они весьма схематичны, так как биосфера — чрезвычайно сложная система, нам известны лишь отдельные ее существенные особенности. Большое значение для развития данных моделей имеют материалы об изменениях биосферы и ее главных компонентов в прошлом. Изучение этих изменений посредством их численного моделирования делает возможным выяснение причинно-следственных механизмов развития биосферы. Например, установлено, что изменение массы углекислого газа связано с уровнем вулканической активности (М. И. Будыко, 1977). Наименьшего значения за весь фанерозой содержание углекислого газа достигло в конце плейстоцена, а начало этого процесса отмечено в середине мелового периода, причем он заметно ускорился в олигоцене и особенно в начале плейстоцена. Изменялось и содержание кислорода в фанерозое. Большое количество кислорода содержалось в атмосфере верхнего девона — карбона, а также верхнеюрского и мелового периодов. Наибольшее снижение массы кислорода относится к триасу. Усиление вулканической активности в ряде случаев сопровождалось уменьшением массы кислорода.

В целом установлена прямая зависимость общей массы живых организмов от концентрации углекислого газа.

Прогнозируется продолжение снижения содержания углекислого газа в атмосфере, что будет сопровождаться постепенным уменьшением продуктивности автотрофных растений и уменьшением общей массы живых организмов на Земле. Одновременно с этим будет постепенно расширяться зона полярных оледенений (М. И. Будыко, 1977).



На основе данного прогноза следует обратить внимание на такое противоречие — в последние годы в научной литературе появляется все больше сведений о том, что полярные льды интенсивно тают не только по краям оледенения, но и в его центральной части. Таким образом, факты свидетельствуют об уменьшении, а не об увеличении полярного оледенения. Не исключено, однако, что это всего лишь микроцикл на фоне климатического макроцикла. Решение этой проблемы требует творческого подхода, а выводы не лежат на поверхности.

Проблемная лекция 2 по модулю 2
«Проблема определения основных понятий.
Проблемы глобальной экологии»

СОВРЕМЕННАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СИТУАЦИЯ
ОТДЕЛЬНЫХ КОМПОНЕНТОВ БИОСФЕРЫ (ЭЛЕМЕНТЫ
ГЛОБАЛЬНОЙ ЭКОЛОГИИ, ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ
ИМПЕРАТИВ)

Главная цель этой лекции — исследование и определение путей выхода из положения, которое сложилось в мире, на основе знания существующей ситуации.



Центральное противоречие заключается в том, что человек постоянно работает над повышением своего благосостояния, все более негативно воздействуя на природу, на окружающую среду.

Р. Эдберг и А. Яблоков в своем диалоге «Трудный путь к воскрешению» отмечали: «Совершенно очевидно, что мы быстро придем к экологическому краху, если и впредь будем так же безобразно обращаться с нашей планетой. **Имеется три (по меньшей мере) экологических угрозы, различных, но тесно переплетенных между собой.**

Во-первых, это растущее давление на земной шар с его ограниченными ресурсами. Главное здесь — непомерное размножение самого человечества.

Во-вторых, расточительство добываемых веществ, играющих переходящую роль в нашем повседневном быту.

В-третьих, уничтожение и отравление того, что делает возможной жизнь.

Все это представляет не меньшую угрозу будущему человечества, чем ядерное оружие».

Несколько иначе рассматривается этот вопрос в документах ЮНЕСКО (бюллетень «Контакт», 1993, № 1), где подчеркивается, что глобальная экологическая среда радикально изменилась на протяжении жизни последнего поколения. И процесс этот шел гораздо быстрее, нежели в какой-либо другой сравнимый промежуток времени в истории. Одним из главных источников этой динамики является человек, который значительно ускоряет процессы в биосфере. Сельское, лесное хозяйство, производство энергии, увеличение численности населения с его социально-экономическими последствиями в значительной степени ответственны за изменения в экосистемах Земли, выразившихся в глобальном потеплении, разрушении озонового слоя, уменьшении биоразнообразия и в других изменениях, которые перешли национальные границы и должны рассматриваться в глобальном масштабе.



Несмотря на различия во взглядах на изменения в окружающей среде, назрела острая необходимость в заключении широких международных соглашений по ключевым проблемам экологии.

На диаграмме, представленной на рис. 7, отражено состояние большинства ключевых и вспомогательных проблем, связанных с глобальными биосферными изменениями. При этом почти невозможно охватить все уровни взаимодействий между ними, которые чрезвычайно многочисленны и комплексны.

Выбор приоритетных из числа наиболее острых проблем — задача весьма трудная. На Конференции министров окружающей среды европейского региона 28 апреля 1993 года была принята «Программа действий по охране окружающей среды для стран Центральной и Восточной Европы».

Первоочередной признана проблема ухудшения здоровья населения в результате низкого качества окружающей среды.



Как наиболее существенно влияющие на состояние здоровья населения выделены следующие виды загрязняющих веществ: **сви-нец**, поступающий в атмосферу от выплавки и с выхлопными газами транспорта; **пыль от различных источников**; **диоксиды серы и другие газы**, особенно в сочетании с пылью, которые поступают из домашних печей и с выбросами от небольших предприятий, электро- и теплостанций, металлургических и других крупных предприятий. Дополнительными источниками опасности для здоровья являются содержащиеся в воде **нитраты**, поступающие из неправильно спроектированных и эксплуатируемых хранилищ кормов и сельскохозяйственных предприятий, отстойников в сельской местности, а также в связи с неправильным использованием удобрений.

Р. Эдберг и А. Яблоков (1988) в своей книге сформулировали глобальные проблемы в наиболее сжатой форме. Рассмотрим их, дополнив сведениями о состоянии биосферы и особенностях отдельных загрязнителей.

Увеличение численности населения Земли. Каждую минуту на планете рождается 250 детей, каждые сутки население земного шара увеличивается на 1/4 млн., что за год составляет 80 млн. В Африке сей-

час проживает 500 млн., а в 2050 г. при сохранении тех же темпов рождаемости население континента составит 4 млрд. Население только одной Нигерии достигнет 620 млн., то есть будет больше, чем во всей Африке сегодня. Ежегодно на каждого жителя планеты приходится 20 т минерального сырья, из них 97—98% идет в отходы. Каждый житель Земли в среднем выбрасывает за год одну тонну мусора. Океан постепенно превращается в мусорную свалку. На 1 км² океана в среднем приходится 17 т мусора в год. Увеличение численности населения вызовет потребность в дальнейшем интенсивном развитии животноводства, тогда как только одна крупная промышленная животноводческая ферма загрязняет среду так, как город со стотысячным населением. Мы плохо распоряжаемся своей Землей, и это грозит нам большими опасностями в ближайшем будущем — в немалой степени в связи с увеличением численности населения.

Расточительство ресурсов. Около половины поверхности Земли уже сильно изменено человеком, в том числе 11—12% распаханно, а 25—27% занимают другие сельскохозяйственные угодья. Площадь, покрытая крышами и дорогами, превышает территорию Франции. С антропогенной деятельностью связана и судьба Черного моря. Ученые подсчитали, что если не принять срочных мер, то через 10—15 лет Черное море погибнет.

Бесхозяйственность. Именно о ней свидетельствует количество терриконов, превышающее 2 тыс., из них 700 — горящих. Отвалы шахт вредно воздействуют на окружающую среду, причем с особой силой это сказывается в течение 25—30 лет после окончания отсыпки.

В настоящее время при добыче и переработке угля и сланца в отвалы поступает более 1 млрд. м³ других пород. Тысяча тонн угля или сланца, добытых открытым способом, дает 3,6 тыс. м³ вскрышных пород.

Угольная промышленность (по состоянию на 1980 г.) откачивала из шахт свыше 60 млн. м³/год шахтных вод с минерализацией свыше

5 г/л. Эти воды относятся к хлоридно-натриевой (40%) и сульфатно-хлоридно-натриевой (60%) группам вод.

Одновременно с добычей угля и сланца из шахт и разрезов ежегодно откачивается более 2 млрд. м³ подземных вод, загрязненных взвешенными веществами и бактериями. Из них 6,2% имеют водородный показатель *pH* ниже 6,5, а 17,4% — солесодержание до 3000 мг/л и более. Со сточными водами угольные предприятия сбрасывают до 180 тыс. т взвешенных веществ и более 4 млн. т минеральных солей и солей тяжелых металлов. Все это поступает в поверхностные воды соответствующих территорий.

Из общей площади земель, нарушенных предприятиями добывающей отрасли, 56% приходится на открытые горные разработки, 40% — на шахты, остальная часть (14%) повреждается прочими видами деятельности. В среднем на добычу 1 млн. т топлива расходуется 7,5 га земельных угодий, а при открытом способе этот показатель достигает 30 га и более, сохраняя тенденцию к росту.

Вода. Это ценнейший, важнейший для жизни человека минерал, без которого вообще невозможно его существование.

Исследователи приводят различные данные о необходимом для поддержания жизни количестве воды. М. Курьяк (1996) называет цифру 2,5 л питьевой воды. Таким образом, за 60 лет жизни человек выпивает около 50 м³ ее. В Древнем Риме городской водопровод обеспечивал каждого жителя 3 л воды в сутки. Сегодня городской житель использует от 300 до 500 л воды в день. Но разница между той водой, которую употребляли древние римляне, и современной водопроводной огромнейшая. Известно, что сам водопровод в большинстве случаев является причиной экологических загрязнений.

Потребление воды в развитых странах сокращается. В СНГ оно начало снижаться после 1980 г. В 1987 г. в Калифорнии потребление воды уменьшилось на 5—10% без каких-либо серьезных изменений образа жизни населения. Над нашими технологами по-прежнему довлеет

дозэкологический стиль мышления. Их решения не вписываются в ту картину мира, которая сложилась сегодня, а исключения крайне редки. Так, при использовании воды для ирригации, для тепловых и атомных станций мальки рыбы гибнут в большем количестве, чем их выпускают все рыборазводные заводы.

Для водоснабжения Москвы был проложен канал от Волги, но и этого оказалось недостаточно, в то время как 25—30% воды тратится совершенно бесполезно (течи в системах и т. д.). На производство 1 т бумаги уходит 100 т воды, одного автомобиля — 250 т. Атомные станции поглощают целые озера.

В 1985 г. 80% скважин во Флориде были закрыты из-за заражения воды пестицидами. Хлорирование питьевой воды порождает проблему растворенного хлора, который обладает отдаленными биологическими последствиями, в частности, мутагенными и канцерогенными.

Рональд Рейган как-то заметил: «Если бы на Землю напали инопланетяне, мы бы быстро стали друзьями с Советским Союзом». Но сегодня состояние окружающей среды таково, что не остается иного выхода, как объединить усилия ради спасения Земли. И здесь возникает еще одна проблема. Р. Эдберг сформулировал ее так: «Суть проблемы сама по себе проста. Ее можно выразить одним вопросом: как я, наделенный правом человека на сносную жизнь, могу мириться с тем, что какое-то лицо, какое-то предприятие или какой-то концерн отравляют воздух, которым я дышу, воду, которая войдет в мою кровь и миниатюрные океаны моих клеток, почву, чьи соли и соки должны питать меня?» Речь идет о роли каждого человека в деле охраны природы. Медлить больше невозможно, потому что вопрос стоит о жизни и смерти всего живого. В экономической деятельности человечества нет политических и административных границ. Глобальность, всеобщность экологических катастроф затрагивает биосферу в целом. Подтверждением тому является следующий пример. Анализ состава жира тюленей Балтики и Байкала, обитающих в совершенно различных условиях, показал, что и у тех и у других присутствуют заметные количества ДДТ.

Однако этот инсектицид никогда не применялся на Байкале. Оказалось, что ДДТ принесен в Восточную Сибирь воздушными потоками из Африки и Южной Азии.

Почва. Почвенный покров — главное богатство народа любой страны. Но и без того тонкая почвенная пленка становится все тоньше и тоньше. За несколько последних десятилетий было уничтожено больше почвы, чем за всю предшествующую историю человечества. По данным ООН, в последней четверти нашего столетия на Земле осталось 1,2 млрд. га почв. Но уже к 2000 г. 300 млн. га исчезнут из-за эрозии, еще 300 млн. будут поглощены растущими городами. Если в 1950 г. на каждого живущего приходилось 0,24 га пашни, в 1973 — 0,19 га, то в 1983 г. — всего 0,15 га. Почва — полуживое вещество. В ее тонком, не более 1,5 м слое площадью в 1 м² находится 6—7 тонн живого вещества. Это и обеспечивает урожаи и восстановление плодородия. Один сантиметр почвы формируется в течение тысячелетия. В Северной Америке и Украине имеются уникальные черноземы в несколько метров толщиной, на их формирование потребовались десятки тысяч лет, а уничтожены они могут быть за самое короткое время.

Одной из главных причин потерь почвенного покрова является сельскохозяйственное освоение земельного фонда. На Украине оно достигло 70%, чего не позволяет себе ни одна из развитых стран мира. Среди других факторов выступает распаханность сельскохозяйственных угодий. На Украине она составляет 81%, что также является «рекордным» показателем. Сравним: сельскохозяйственная освоенность земель во Франции ныне равна 41,9, в Германии — 32,5, в США — 26,5%; при распаханности во Франции — 48, Венгрии — 37, Англии — 25 и в США — 20%.

С интенсивным развитием сельского хозяйства потеря гумуса шла со скоростью 1 см в 3 года. На Украине за столетие (1882—1991) почвы потеряли почти 25% гумуса из плодородного слоя, а в последние 30 лет процесс шел гораздо интенсивнее — утрачено еще 8,5% (Г. Мазур, 1994),

что и вызвало потребность все увеличивать и увеличивать количество вносимых в почву удобрений. Это, естественно, дает определенные успехи в земледелии, но не в экологии. Так, на Украине увеличилось содержание в почвенном слое подвижных форм фосфора и калия, воздействие которых еще в течение 2—4 лет при благоприятных условиях будет обеспечивать достаточную урожайность. Агрохимическое обследование показало, что содержание фосфора возросло за последние 27 лет почти в полтора раза, а калия — в 1,15 раза.

Подводя итог, отметим, что ныне существуют четыре наиболее серьезных угрозы для почв: 1) эрозия (механическое разрушение); 2) аридизация (опустынивание); 3) токсификация (заражение почв различными антропогенными веществами), которая зачастую осуществляется за счет неправильного орошения — слишком много воды; 4) потеря земли за счет городов, аэродромов и других творений человеческих рук.

Современное земледелие можно сравнить с химической фабрикой, что представляет опасность как для живого вещества почвы, так и для среды в целом. С этим связана одна из важнейших задач экологической прокуратуры — неуклонное требование правильного расходования удобрений. Огромное значение имеет борьба с чрезмерным выпасом скота, который приводит к эрозии. Огромное количество почвы обращается в пыль, которая облаками парит над континентами и океанами. В структурах ООН произвели расчеты, из которых следует, что уже к концу этого столетия станут бесплодными земли, которые ныне кормят 950 млн. человек.

Мы неуклонно стремимся к самоуничтожению. Так, в некоторых местностях Калмыкии овец пасется в 20 раз больше, чем могут выдерживать пастбища, и это означает, что через 3—4 года там будет пустыня. Проблема усугубляется общим недостатком земель в густо заселенных регионах. Например, в северном Вьетнаме доля сельскохозяйственных земель равна 16%, причем лучшие земли составляют всего 15% их общей площади, а малопродуктивные — 56%, равнинные — 10%, а гор-

ные — свыше 60%. Очевидно, что для решения экологических проблем Вьетнама первоочередными мерами являются известкование кислых почв, использование поливного риса для мелиорации засоленных почв, борьба с эрозией в горных и холмистых районах.

Проблема лесов. В конце 80-х годов каждую минуту на планете уничтожалось 24 га леса. И все-таки глобальной проблемой в этой области остается проблема тропических лесов. Обычных лесов сохранилось еще достаточно много. 20% территории Земли покрыто лесами, и эта величина начала стабилизироваться до появления кислотных дождей. В Европе даже наблюдался рост (32% территории Европы покрыто лесами). Но тропические леса — самые богатые жизнью участки планеты — продолжают хищнически уничтожаться. Если этот процесс не будет остановлен, то через 50—60 лет тропические леса исчезнут везде, кроме Заира в Африке и бассейна Западной Амазонки в Южной Америке. Эти дождевые леса занимают всего 6% поверхности суши, но в них обитает столько же видов, сколько во всех других экосистемах вместе взятых, то есть около 30 млн. видов. Тем не менее каждую минуту дождевой лес исчезает на площади, равной футбольному полю, что за год составляет площадь, равную территории Австралии. В качестве примера можно привести изменение лесистости северного Вьетнама. За последние 60 лет она уменьшилась с 47% (1943) до 20% (1975) и 16% (1982). Ежегодно регион продолжает терять 100 тыс. га лесов.

Какими могут оказаться последствия исчезновения тропических лесов? Прежде всего это приведет к потеплению в Северном полушарии в недалеком будущем, что, как нетрудно догадаться, вызовет более интенсивное отражение солнечного излучения, изменение циркуляции атмосферных потоков между 40 и 85° с. ш., уменьшится количество дождей и соответственно уменьшится производство зерна в умеренной зоне.

Леса обогревают Землю. Американские ученые пришли к выводу, что леса функционируют, как гигантские калориферы. Подсчитано, что

если бы весь европейский континент покрывали леса, средняя температура в Центральной Европе повысилась бы минимум на 2°C. Эту гипотезу подтверждают историки: несколько столетий назад, когда лесов на континенте было гораздо больше, в северной Польше выращивали виноград, а в Исландии — пшеницу. Из архивных данных известно, что в XVII ст. г. Чугуев был основным поставщиком винограда и бахчевых в Москву; видовой состав животного и растительного мира этого региона заметно отличался от нынешнего.

Острейшей проблемой является **кислотная интоксикация биосферы**. Достаточно долго она оставалась вне поля зрения общественности и ученых, и только когда в лесах Западной Европы деревья начали сбрасывать хвою, превращаясь в скелеты, — наступило прозрение. Большинство европейских стран подписали договор о сокращении на 30% выбросов сернистого газа. Дольше всех сопротивлялась этому соглашению Германия, которую меньше других затронуло описанное явление, но после того как на огромных площадях этой страны начали гибнуть леса, правительство выступило со встречным предложением сократить сернистые выбросы на 80%. Любопытно, что задержка пагубного воздействия кислотных дождей в Германии связана с тем, что в ее почвах содержится больше извести, послужившей своего рода буфером. Но как только этот защитный рубеж был пройден, началась массовая гибель лесов. Сейчас в Германии поражено 1/2, по другим данным — 3/4 лесных территорий. Сначала гибли хвойные, теперь и лиственные деревья. А ведь, кроме серы, на леса воздействует и азот, содержащийся в выхлопных газах. Если в ближайшее время не будут приняты радикальные меры, лесные массивы Европы превратятся в химические пустыни. Интоксикация почв здесь достигла глубины 0,5 м, а кислотность почв возросла в 5—10 раз.

Распространение веществ-загрязнителей действительно не знает границ. Так, на квадратный километр территории Швеции ежегодно выпадает 200 кг серы, и она, в основном, попадает туда из-за границы. Украина немало получает от других стран, но и сама «экспортирует» миллионы тонн загрязнителей.

Благодаря экологии мы приходим к тому, что сейчас принято называть новым политическим мышлением, — к пониманию важности единства человечества перед лицом общих экологических проблем. Все мы являемся частью гигантского общепланетарного круговорота веществ. Бесконтрольно и безответственно вмешиваясь в этот круговорот, мы, что называется, рубим сук, на котором сидим.



Важнейшим фактором в борьбе за экологическую безопасность является распространение экологических знаний, формирование экологической морали. Антиэкологическое поведение должно быть признано аморальным. Экологически грамотный специалист будет осознанно работать над уменьшением загрязнений.

По данным Американской академии наук, в повседневном быту обращаются около 70 тыс. различных химических веществ и препаратов, не существующих в природе. Из них 400 обнаружены в человеческом организме. Все новые вещества, которые необычны для природы и которые создал человек, являются опасными, все они — потенциальные загрязнители. Вот поразительный пример. Тысячелетиями навоз считался величайшим благом, основой плодородия. Но как только промышленное животноводство начало производить навоз в больших количествах, возникла сложнейшая проблема загрязнения им больших территорий в отсутствие разумных технологий утилизации.

Основными загрязнителями биосферы являются: а) города; б) дороги; в) сельскохозяйственные поля.

Поля занимают около 15% суши, на города приходится не более 2% суши, а дороги на планете занимают площадь, равную площади Франции.



Среди множества загрязнителей выделяют десять наиболее важных. Кратко охарактеризуем их.

Углекислый газ образуется при сгорании различных углеродсодержащих соединений. Увеличение содержания CO_2 в атмосфере мо-

жет вызвать повышение температуры на поверхности Земли, что чревато пагубными геохимическими и экологическими последствиями.

Оксись углерода образуется в результате неполного сгорания ископаемого топлива — каменного угля и нефти. Основные источники: металлургическая промышленность, нефтеперерабатывающие заводы и двигатели внутреннего сгорания. Некоторые ученые считают, что этот весьма токсичный газ также может нарушить тепловой баланс верхней атмосферы.

Сернистый газ содержится в дымах энергетических и промышленных предприятий, в выхлопных газах и в отходах бытового топлива. Загрязнение воздуха сернистым газом вызывает обострение респираторных заболеваний, наносит вред растениям, разъедает сооружения из известняка и некоторые синтетические ткани и материалы.

Окиси азота создают смог, могут вызвать респираторные заболевания и бронхит у новорожденных, способствуют чрезмерному разрастанию водной растительности, что приводит к уменьшению содержания кислорода в воде, гибели рыбы и ухудшению качества воды.

Фосфаты содержатся в значительном количестве в сточных водах. Главные их источники: химические моющие средства, удобрения, вымываемые из почвы, и отходы ферм. Фосфор является главным загрязнителем вод в реках и озерах.

Ртуть содержится в продуктах сгорания ископаемого топлива, отходах лакокрасочного производства, выделяется при обогащении руд и т. п. Ртуть — один из чрезвычайно опасных загрязнителей пищевых продуктов, особенно морского происхождения.

Свинец добавляется в бензин в составе антидетонационных присадок и поэтому содержится в выхлопных газах; другие его источники — предприятия по переработке свинцовой руды, химическая промышленность и пестициды.

Нефть — загрязнение происходит при ее добыче и очистке, при перевозке морем, при морских катастрофах. Экологические последствия пагубны: загрязнение побережий, гибель планктона, рыбы, морских птиц, млекопитающих.

ДДТ и другие пестициды, применяемые в сельском хозяйстве. Попадая в водоемы, они убивают рыбу, отравляют организмы, служащие кормом для рыб, а также отрицательно влияют на человека через продукты питания.

Радиация возникает при производстве ядерного топлива, изготовлении и испытаниях ядерного оружия, эксплуатации судов с ядерными двигателями.

Описывая сложившуюся экологическую и неэкологическую ситуацию, мы несколько раз подчеркивали настоятельную необходимость формирования экологической грамотности населения и построения новых взаимоотношений между обществом и природой. Эта проблема стоит перед всеми людьми независимо от того, где они проживают — в Африке или в Европе, в мегаполисах или крохотных поселках. Н. Моисеев (1988) считает, что «планета Земля вступает в совершенно новый этап своей истории, когда только коллективный Разум, коллективная Воля и общие целенаправленные усилия позволят избежать катастрофы и откроют перспективы дальнейшего развития цивилизации». Чем раньше будет найден разумный способ действий, тем меньшему количеству людей придется страдать. И промедление с началом поисков нового пути, связано ли оно с непониманием или с какими-либо иными причинами, может обернуться для человечества подлинной трагедией. Возможность в той или иной мере предотвратить реально существующую угрозу еще не утрачена. Но необходимо помнить, что возможность — это еще не реальность.

Людям предстоит пройти долгий и трудный путь осознания общности своих целей, обрести чувство единства, сформировать новую мораль и новую нравственную основу жизни на планете Земля. Перед этой поистине великой целью должны отступить междоусобицы, локальные интересы, личная корысть. Новое экологическое мышление должно стать достоянием миллиардов людей, живущих на планете.

Экологическая культура третьего тысячелетия должна разумно учитывать уязвимость природной среды, не допускать превышения пределов

ее прочности, глубже вникать в суть свойственных природе сложных и взаимосвязанных явлений, не вступать в противоречия с естественными закономерностями, дабы не вызвать развития необратимых процессов.



Основанием для любых природопреобразующих действий должен служить научно обоснованный прогноз. Выполнение этого требования является обязательным независимо от масштабов мероприятий — региональных, континентальных или планетарных.

Именно это требование Н. Моисеев (1977) называет «**экологическим императивом**». С ним сегодня должны считаться не только те, чья деятельность имеет хозяйственный характер, но и политические лидеры, от которых зависят способы разрешения международных проблем. Императив (от лат. *imperativus* — повелительный) — это повеление, настоятельное требование, не допускающее выбора. Таким образом, значение данного понятия — категорическое (не допускающее выбора) экологическое требование. Характерно, что сам термин возник скорее всего потому, что академик Н. Моисеев начал обсуждение вопроса о существовании некоторых пограничных состояний биосферы, своего рода «предельной черты», переступать которую человечество не должно ни при каких условиях. Факт существования этих пограничных состояний должен стать широко известным. Именно это способно объединить усилия всех людей для преодоления общих трудностей. Н. Моисеев (1989) считал, что экологический императив является центральным стержнем, основой экологического сознания и подразумевает глубокое осознание объективной необходимости считаться не только с законами природы, но и с предъявляемыми ею «техническими условиями». А поскольку мерой всему является человек, в тех пределах, которые ставит природа, следует прежде всего усматривать интересы человека, живущего ею и в ней, преобразующего ее своим трудом и тем самым создающим самого себя.



Важно подчеркнуть, что, говоря об экологическом императиве, нельзя абстрагироваться от политических реальностей, пытаться подняться над ними.

Необходимо видеть всю сложность и противоречивость сегодняшнего мира, в котором одновременно с усилением глобальных тенденций, обусловленных нарастающим социальным характером и последствиями научно-технической революции, обостряется взаимодействие разнородных экономических, социальных и национальных факторов. С этой точки зрения важнейшее место в экологической науке занимает проблема предотвращения экологических кризисов.

ВЫВОД

Таким образом, обеспечение дальнейшего существования цивилизации и всей популяции *Homo sapiens* требует глубокого понимания смысла экологического императива как основы выбора человечеством стратегии развития. Именно благодаря экологическому императиву стало совершенно очевидным, насколько существующие противоречия между природой и обществом качественно обострились, превратившись в важнейшую особенность современного этапа истории человечества. Без их преодоления цивилизация не имеет будущего. Преодоление же этих противоречий, в свою очередь, требует планомерности, целенаправленного использования не только общих ресурсов планеты, но и технического и интеллектуального потенциалов человечества в целом, то есть целенаправленного регулирования человеческой активности.



ОСНОВЫ ТРАДИЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ

Программная лекция 1 по модулю 3 «Основы традиционной экологии»

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ. КРУГОВОРОТЫ

Основная цель модуля 3 — изучение теоретических основ экологии с акцентированием внимания на центральном понятии теоретической экологии — экологической нише, роли экологических факторов и тщательном рассмотрении фундаментальных вопросов классической экологии, основанной на экосистемном и популяционном подходах.

В связи с этим необходимо формирование следующих знаний:

1. По разделу «Теоретическая экология».
- 1.1. Актуализация определения понятия «система» в системном анализе (Л. Бергаланфи, У. Эшби, А. Урсул, Р. Акоф, О. Ланге, А. Холл и Р. Фейджин и др.).

- 1.2. Актуализация знаний о биосфере. Экосистема. Биогеоценоз. Различие между экосистемным и популяционным подходами в экологии. Структура экосистемы. Закон Линдемана. Основное свойство экосистемы.
2. Перечень необходимых знаний по подразделам «Круговорот веществ», «Основы фотосинтеза».
- 2.1. Глобальный биологический круговорот. Круговорот веществ. Биосферный круговорот. Продуктивность растительного покрова. Коэффициент экологической продуктивности.
- 2.2. Движущая сила круговоротов.
- 2.3. Два противоположных процесса, лежащих в основе круговорота.
- 2.4. Энергетическая основа существования биологических круговоротов.
- 2.5. Восходящая и нисходящая ветви биологических круговоротов. Результаты процессов, происходящих на каждой из ветвей. Конечный результат нисходящей ветви биологических процессов.
- 2.6. Круговорот воды. Основной химический элемент, поставляемый водой в процессе фотосинтеза. Механизм круговорота воды. Роль живого вещества в большом круговороте воды.
- 2.7. Круговорот углерода. Неорганические и органические аккумуляторы углерода. Основной регулятор углекислого газа в атмосфере. Механизмы непосредственного влияния круговорота углерода на энергетику атмосферы.
- 2.8. Круговорот кислорода. Основные ветви круговорота кислорода.
- 2.9. Круговорот азота. Активность газообразной формы азота в биосфере и возможность ее использования непосредственно высшими растениями. Химические формы азота, усваиваемые растениями. Два основных пути проникновения аммонийного и нитратного азота в почвы и водоемы.
- 2.10. Круговорот фосфора, серы и неорганических катионов. Основные виды миграции этих элементов. Главный источник неорганических катионов на суше.

3. Процесс фотосинтеза.
- 3.1. Сущность фотосинтеза.
- 3.2. Роль процесса фотосинтеза (по Ф. Жолио-Кюри).
- 3.3. Сравнительная оценка роли фотосинтеза в образовании свободного кислорода.
- 3.4. Хемосинтез.
- 3.5. Фазы фотосинтеза.
- 3.6. Упрощенная формула фотосинтеза.
- 3.7. Расход энергии и воды при фотосинтезе.
- 3.8. Ресурсы и КПД фотосинтеза.
- 3.9. Механизмы асимметрии и транспирации.
- 3.10. Продуктивность фотосинтеза.
- 3.11. Продуктивность транспирации.
- 3.12. ФАР. Составной частью какого излучения она является и ее удельный вес в этой части.
- 3.13. Процесс дыхания.

Литература

1. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяції і со-общества: В 2-х т. — М., 1989. — Т. 1.
2. Верзилин Н. Н. и др. Биосфера, ее настоящее, прошлое и будущее. — М., 1976.
3. Реймерс Н. Ф. Природопользование: Словарь-справочник. — М., 1990.
4. Дедю И. И. Экологический энциклопедический словарь. — Кишинев, 1990.
5. Некос В. Е. Основы экологии и неоекологии: Учеб. пособие / В 2-х ч. — Харьков, 1998. — Ч. I
6. Мережко О. І., Величко І. М. Таємниці зеленої фабрики. — Київ, 1990.

Проблемная лекция 1 по модулю 3 «Основы традиционной экологии»

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ. КРУГОВОРОТЫ

Несмотря на то что традиционная экология развивается уже более ста лет, проблемность вопросов, которые она рассматривает, не уменьшилась. Противоречия сохраняются как в определении понятий, так и в подходах к экологическим исследованиям. Все это ставит студента перед необходимостью интенсификации познавательной деятельности, приобретения наиболее полных знаний.

Первоочередным, разумеется, является разрешение главной проблемы — поиск путей, которые позволили бы использовать знание классической экологии для определения стратегии и тактики собственной жизнедеятельности студента, оказали реальную помощь в деле преодоления фундаментального противоречия между природой и обществом.



Именно углубленное, не поверхностное знание традиционной экологии позволит найти подходы к разрешению неэкологических проблем. Традиционная экология, основы которой усвоит будущий специалист, способна продемонстрировать все недостатки антропоцентрического подхода и научить в любой хозяйственной деятельности руководствоваться не только здравым смыслом «разумного потребителя». Специалист — носитель новой экологической морали — в состоянии выступать как защитником всего живого, так и гарантом экологически безопасной деятельности.

Материал, изложенный в этой лекции, послужит прочной основой для формирования активной экологической позиции в деятельности специалиста любого профиля.

Задолго до того как приступить к изучению «Основ традиционной экологии», студенты получают представление об отдельных фундаментальных понятиях, которые составляют основу геккелевской экологии и без которых дальнейшее освоение курса невозможно. Это в первую очередь все, что относится к понятиям «биосфера», «биогеоценоз», а также к родовому понятию «система» (в аспекте «кибернетическая система») и связи его с понятием «экосистема», где к родовому понятию добавляется видовой терминологический элемент «экологическая».



По мнению некоторых ученых, **основным объектом экологических исследований является изучение взаимосвязи организмов с окружающей средой.** Эти исследования могут включать:

- полевые наблюдения;
- прямой эксперимент (осложнен из-за большого количества факторов);
- моделирование (использование искусственных моделей с основными свойствами реальных систем);
- эмпирические исследования (состояние биосферы в прошлом по отложениям).

Другая группа исследователей считает **основным объектом изучения традиционной экологии экосистемы.** Впервые это понятие ввел в 1935 г. А. Тенсли.

По А. Тенсли, **экосистемы — безразмерные устойчивые системы живых и неживых компонентов, в которых совершается внешний и внутренний круговорот вещества и энергии.**

Экосистема охватывает пространство любой протяженности и размерности (от капли до планеты). Как уже было ранее отмечено, существует несколько подходов к определению этого понятия. К сказанному добавим, что, по Н. Ф. Реймерсу (1990), **экосистема — 1) любое сообщество живых существ и его среда обитания, объединенные в единое функциональное целое, возникающее на основе взаимозависимости и причинно-следственных связей, существующих между отдельными экологическими компонентами.**

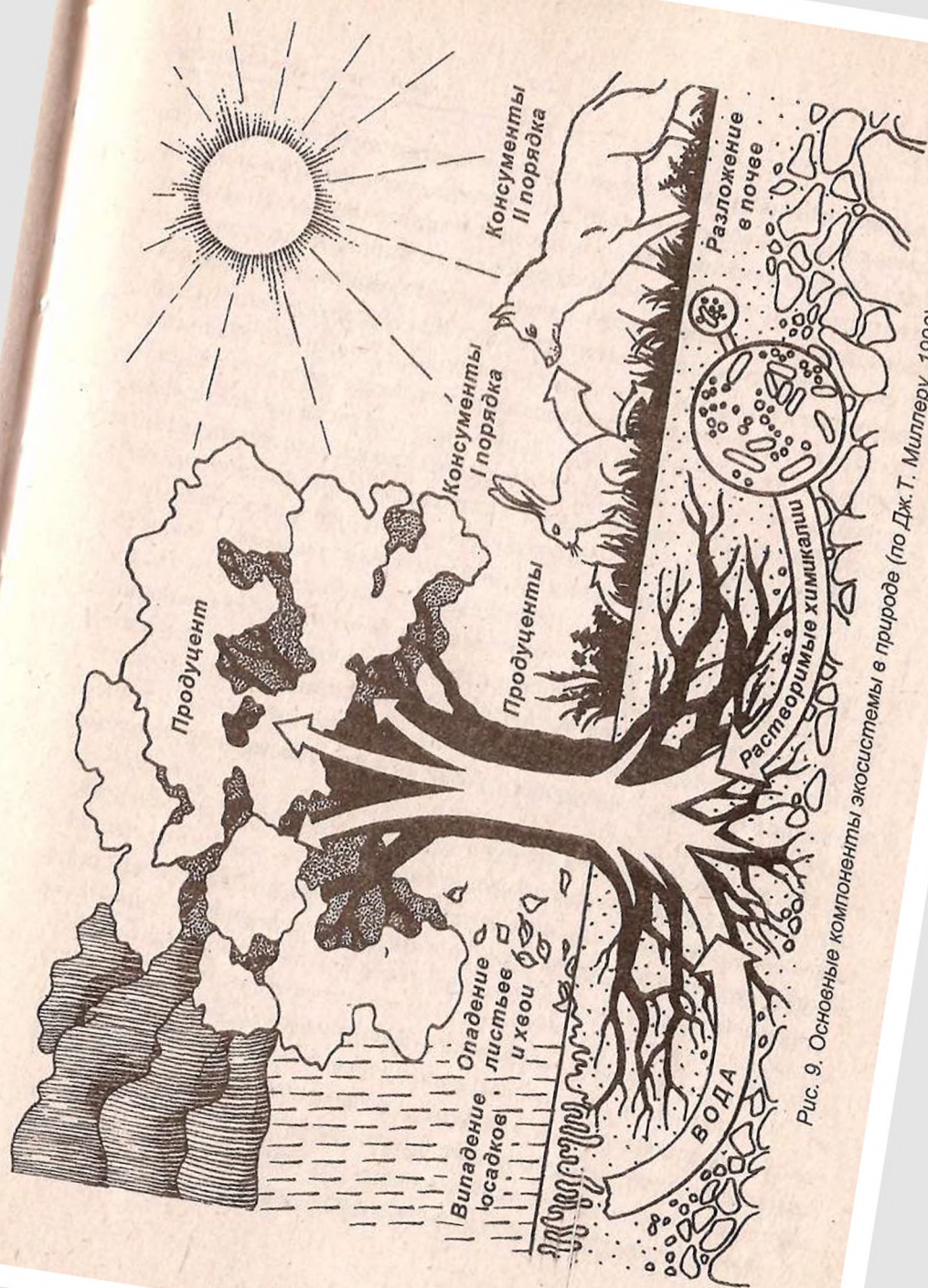


Рис. 9. Основные компоненты экосистемы в природе (по Дж. Т. Миллеру, 1996)

При этом выделяют *микрэкосистемы* (например, ствол гниющего дерева), *мезоэкосистемы* (лес, пруд) и *макрэкосистемы* (океан, континент). *Глобальная экосистема* — биосфера в целом (рис. 8); 2) экосистему нередко считают синонимом биогеоценоза. Биогеоценоз правильнее рассматривать как иерархически элементарную комплексную экосистему, то есть состоящую из биотопа и биоценоза; своеобразную «клеточку» (по аналогии с клеточным строением организмов); 3) информационно саморазвивающаяся, термодинамически открытая совокупность вещества и энергии, единство и функциональную связь которых в пределах, характерных для определенного участка биосферы, во времени и пространстве обеспечивает превышение на этом участке внутренних закономерных перемещений вещества, энергии и информации над внешним обменом (в том числе между соседними аналогичными совокупностями) и на основе этого — неопределенно долго — саморегуляцию и развитие целого под управляющим воздействием биотических и биогенных составляющих.

Различают следующие **структуры экосистем** (то есть закономерные связи и характер распределения элементов в системе):

компонентная — видовой или популяционный состав и количественное соотношение различных видов в популяции и др. структурных элементов;

хорологическая — пространственное распределение элементов;

вертикальное распределение элементов;

трофическая — совокупность всех связей, в первую очередь цепей и циклов питания. В трофических цепях различают продуцентов, консументов и редуцентов (рис. 9).

По закону Линдемана (1942), только 10% энергии, поступившей на определенный трофический уровень биоценоза, передается организмам, находящимся на более высоких трофических уровнях. Поэтому количество звеньев в пищевой цепи всегда ограничено пятью-шестью.

Обусловлено это тем, что запас энергии, созданный зелеными растениями в звеньях питания, очень быстро исчерпывается. Так, например, если калорийность растительного организма составляет 1000 Дж, то травоядное животное, съедающее его, оставляет в своем теле всего 100 Дж, в теле хищника, съевшего травоядное, остается только 10 Дж, а тот хищник, который съест предыдущего, получит только 1 Дж, то есть 0,1%.

Экосистемы имеют ряд принципиальных отличий от технических систем. В их числе:

- неадекватность поведения;
- многомерность протекающих в системе формирующих интеграционных процессов;
- принципиальная неприменимость традиционных методов оптимизации по экологическим критериям.

Основное свойство экосистем — наличие одного (чаще всего биотического) главного компонента, с точки зрения которого она и рассматривается. Привязка к земной поверхности второстепенна, анализ ведется чаще всего с трофических позиций. Все остальные компоненты системы рассматриваются с точки зрения их влияния на главный компонент.

Ряд исследователей считают, что биогеоценоз состоит из элементарных (низших по рангу) экологических систем, охватывающих участки пространства с практически равномерно распределенными в них условиями жизни и населяющими их организмами: для этих систем предлагались термины *ценоз* (Сукачев, 1942), *экоценоз* (Kassas, Grirgis, 1965), *ценоэкосистема* (Быков, 1970), *геоэкосистема* (Сочава, 1970), *биоценозотон* (Йогансен, 1971), *геоэкобиота* (Герасимов, 1973), *геоэкосистема*, *биоэкоз* (Nesterov, 1975).

Выделяя экосистемы как объект исследования традиционной экологии, мы тем самым как бы автоматически примкнули к сторонникам **экосистемного подхода**. Сторонники этого подхода считают экологию наукой об экосистемах, причем любое изучаемое экологами явление

представляет интерес прежде всего постольку, поскольку оно имеет значение для экосистемы в целом.

Однако существует и другой подход — **популяционный**. Популяционный подход концентрирует основное внимание на популяциях, то есть совокупностях особей одного вида, населяющих определенную территорию (или акваторию). А. М. Гиляров (1989) считает, что, в отличие от экосистемного подхода, тяготеющего к целостному (холистическому) описанию, популяционный подход более склонен к аналитическому объяснению.



Будущим неэкологам, вероятно, нецелесообразно останавливаться на каком-либо одном подходе. Необходимо всестороннее освоение и того и другого.

Среди рекомендованной литературы можно найти учебники, авторы которых являются сторонниками как экосистемного, так и популяционного подходов. Однако, учитывая, что среди отечественных исследователей более широкое распространение получил экосистемный подход, достаточно хорошо разработанный, было бы уместно относительно большее внимание уделить популяционному подходу. Поэтому в изложении материала мы в значительной мере следовали за авторами учебника экологии, созданного видными английскими исследователями М. Бигонем, Дж. Харпером и К. Таунсендом именно в этом ключе.

Но прежде чем обратиться к популяционному подходу, необходимо кратко рассмотреть две неразрывно связанные проблемы: *круговорот веществ* и *фотосинтез*. Вместе с тем, следует упомянуть (в качестве примера существующих в науке противоречий), что среди исследователей имеется ряд сторонников точки зрения, что круговоротов в природе вообще не существует.

Глобальный биологический круговорот

Круговорот веществ — многократное участие веществ в процессах, протекающих в атмосфере, гидросфере и литосфере, в том числе в тех их слоях, которые входят в биосферу планеты.

Особое значение имеет круговорот биофильных элементов — азота, фосфора, серы (Н. Ф. Реймерс, 1990).

Биологический круговорот веществ — последовательная, непрерывная циркуляция химических элементов, которая происходит за счет солнечного излучения и поддерживается совокупностью организмов, объединенных посредством цепей питания (І. Г. Підоплічко, К. М. Ситник, 1974). Он состоит из процессов образования органических веществ из элементов, которые содержатся в воздухе, почвах, воде, и последующего разложения этих веществ, в результате которого элементы переходят в минеральную форму (рис. 10).

Биологический круговорот веществ обеспечивает необходимыми элементами внешнюю и внутреннюю среду живых организмов и поддерживает ее устойчивость. Это прежде всего круговороты углерода, кислорода, азота, фосфора и т. д.



Следует подчеркнуть, что биологический круговорот — явление непрерывного, циклического, но неравномерного во времени и пространстве и сопровождающегося более или менее значительными потерями закономерного перераспределения вещества, энергии и информации в пределах экосистем различного иерархического уровня организации — от биогеоценоза до биосферы (Н. Ф. Реймерс, 1990). Полного круговорота веществ в пределах биогеоценоза не происходит, так как часть веществ всегда уходит за его пределы.

Большой (биосферный) круг биотического обмена — безостановочный планетарный процесс закономерного циклического, неравномерного во времени и пространстве перераспределения вещества,

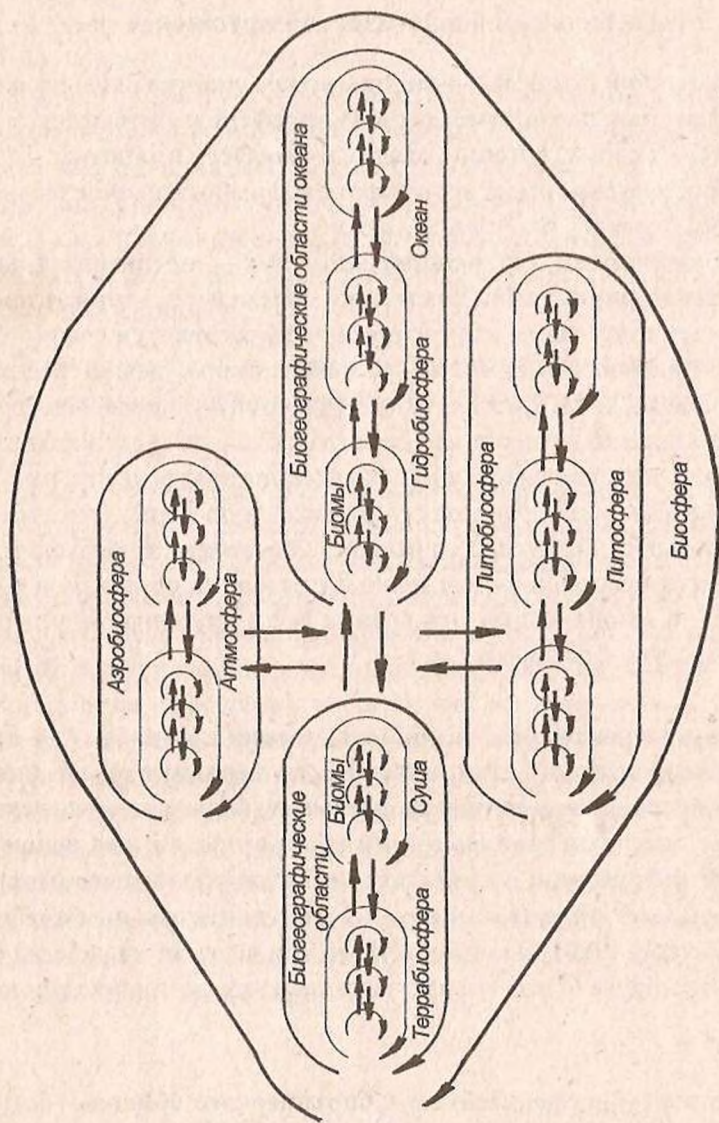


Рис. 10. Принципиальная схема биологического (биотического) круговорота

энергии и информации, многократно входящих (кроме одностороннего потока энергии) в непрерывно обновляющиеся экологические системы биосферы (Н. Ф. Реймерс, 1990).

Главным параметром здесь является коэффициент экологической эффективности, который выражает отношение биомассы организмов к количеству потребляемого ими органического вещества. Этот коэффициент, как правило, не превосходит 10—20.

Интенсивность процессов обмена (метаболизма) на единицу веса живого организма обычно тем больше, чем меньше этот организм. Причина этого — существенная зависимость процессов обмена от скорости диффузии газов через поверхность организмов, которая увеличивается на единицу их биомассы по мере уменьшения размеров.

Общее количество биомассы на Земле, по оценкам В. А. Ковды (1969), равно $3 \cdot 10^{12}$ т, причем свыше 95% этой величины составляют растения и только 5% — животные, сосредоточенные в основном в лесах континентов.

Исходя из того, что суммарная продуктивность растений на континентах составляет $140 \cdot 10^9$ т, можно считать, что время одного цикла круговорота органического вещества на континентах составляет около 20 лет (в первую очередь это относится к лесам, для других видов растительности этот цикл короче, еще меньше он для океанов — например, для фитопланктона он составляет всего несколько дней). Продолжительность одного цикла круговорота органического вещества животных составляет несколько лет (общая биомасса животных равна около 10^{11} т, и они осваивают 10% от итоговой продуктивности растений — отсюда этот расчет). Согласно данным Э. Хаксли (Huxley, 1962) в африканских саваннах биомасса крупных диких животных может достигать $15\text{—}25$ т/км², в лесах умеренных широт — 1 т/км², в тундре — $0,8$ т/км², в полупустыне — $0,35$ т/км².

Оценка биологической массы людей и расчет потребляемой ими в ходе питания энергии гораздо точнее. Сейчас (при населении свыше 5 млрд. чел.) биомасса людей составляет около $0,2 \cdot 10^9$. Человек ежедневно потребляет $2,5 \cdot 10^3$ ккал энергии, следовательно, суммарное

потребление энергии людьми составляет $1,8 \cdot 10^{15}$ ккал/год. Эта величина приблизительно соответствует современной продуктивности сельскохозяйственного производства, то есть в конце второго тысячелетия человек потребляет около 0,2% первичной продукции органического мира, и тенденция к росту сохраняется. Несколько тысяч лет назад эта цифра составляла всего 0,01%. Потребляя продукцию, человек расходует техногенную энергию, являющуюся новым для нашей планеты источником тепла.

Поскольку в основе процесса создания органического вещества лежит поглощение автотрофными растениями углекислого газа (CO_2) из атмосферы и гидросферы, то его роль в глобальном биологическом круговороте необходимо выяснить в первую очередь.

В атмосфере содержится около $2,3 \cdot 10^{12}$ т CO_2 , то есть 0,032% объема всего атмосферного воздуха. В гидросфере его больше — $130 \cdot 10^{12}$ т. Количество CO_2 мало изменяется в различных географических районах и с высотой. Причина этого — независимость содержания CO_2 в атмосфере от температуры. Главные компоненты круговорота углекислого газа определяются биологическими процессами и лишь отчасти — геологическими. Расход CO_2 на фотосинтез в течение года составляет $3 \cdot 10^{11}$. Среднее время его возобновления в атмосфере — около 10 лет.

Перейдем к рассмотрению отдельных круговоротов в биосфере.



Основной движущей силой круговорота веществ на планете является живое вещество. Именно живое вещество, точнее, его деятельность, при посредстве системы круговоротов обеспечивает поступательное развитие биосферы Земли.



В основе круговорота вещества и энергии лежат два противоположных процесса — **созидание и разрушение**. Первый (восходящая ветвь) обеспечивает образование живого вещества и аккумуляцию энергии, второй (нисходящая ветвь) — разрушение сложных органических соединений и превращение их в простые минеральные: углекислый газ, воду, различные соли и т. д.



Биосфера существует исключительно за счет непрерывности круговоротов.

Ранее мы уже отмечали, что энергетической основой существования биологических круговоротов является процесс фотосинтеза. В ходе этого процесса (именно он в энергетическом отношении представляет собой восходящую ветвь биологического круговорота) запасается огромное количество солнечной энергии, преобразованной в потенциальную химическую энергию органических веществ. Нисходящая в энергетическом отношении ветвь — это те жизненные процессы, в которых происходят превращения созданных при фотосинтезе биологических соединений и использование запасенной энергии. Завершаются они окислением и минерализацией органических веществ, деградацией и превращением в тепло энергии, запасенной в химических связях этих веществ.



Биологические процессы не являются замкнутыми или полностью обратимыми. Каждый последующий цикл — не повторение предыдущего. Именно необратимым процессам мы обязаны образованию и накоплению биогенных осадков, увеличению содержания кислорода в атмосфере и т. п.

Круговорот воды

Вода не только среда обитания, но и составная часть тела человека, животных и растений. В процессе фотосинтеза она является поставщиком водорода для построения органических соединений. **Вода, точнее, молекулы воды, — источник кислорода, выделяемого при фотосинтезе.**

При дыхании растений (процесс, противоположный фотосинтезу) она образуется вновь (новообразование молекул воды).

И все же живое вещество не играет определяющей роли в большом круговороте воды на земном шаре.



Движущей силой этого круговорота является энергия Солнца, которая расходуется на испарение воды с поверхности водных бассейнов или суши.

Испарение и выпадание осадков взаимно сбалансированны и составляют около 520 тыс. км³ в год (рис. 11).

Воды на Земле 1600—2500 млн. км³, из них 86—98% находится в океанах и морях, остальное — лед и грунтовые воды.

В большом круговороте воды живое вещество имеет небольшой удельный вес, а вот в ландшафтах ее роль чрезвычайно велика.

Механизм круговорота воды определяется **испарением и транспирацией**. Попадая на землю, осадки частично задерживаются листьями, затем испаряются или поглощаются почвой. Характер этого процесса зависит от физических свойств почвы и содержания гумуса, которые определяют влагоемкость почвы. Инфильтрация в грунтовые воды зависит от влагоемкости, типа почв, растительного покрова, особенностей рельефа. Испарение в основном зависит от плотности почвы.

Транспирация определяется доступностью влаги в почве, температурой воздуха и почвы, их влажностью, силой ветра, видом растений, их физиологическим состоянием и т. д.

За сутки 1 га леса транспирирует 10—50 т воды, 1 га пшеницы — от 25 до 45 т.

Для производства 1 т сухой массы необходимо 200—1000 т воды, при этом на фотосинтез расходуется всего 0,05—0,3% всей воды, прошедшей через растения.

В атмосферу в умеренных широтах через транспирацию возвращается 2—3 тыс. т воды с 1 га растительного покрова в год; в теплых широтах — до 4—6 тыс. т и более. На территории бывшего СССР за год транспирация достигала 3—4 тыс. км³, что составляет 1/3 годового количества осадков. Растительность мира за год транспирирует 30 тыс. км³ воды, или 27—30% всей влаги, получаемой за счет осадков. Для сравнения укажем, что на бытовые нужды уходит около 2,5% от общего количества осадков.



Таким образом, транспирационный ток (почва — корни растений — листья — атмосфера) представляет собой **основной путь воды через живое вещество** в ее общепланетарном круговороте.

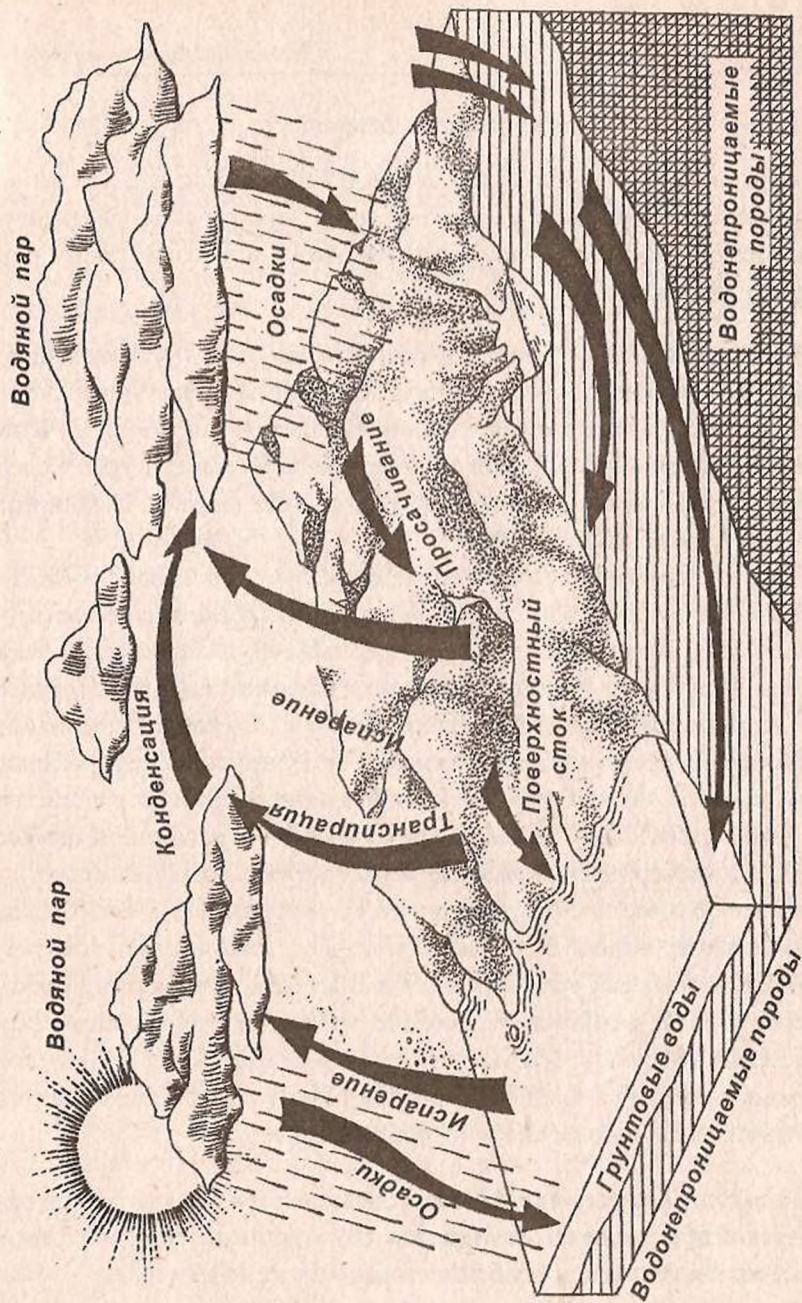


Рис. 11. Круговорот воды

Круговорот углерода



Круговорот углерода является важнейшим в природе. Он непосредственно влияет на энергетику атмосферы, поскольку увеличение концентрации CO_2 в атмосфере приводит к так называемому **парниковому эффекту**.

Его физическая сущность достаточно проста — углекислый газ пропускает коротковолновое излучение, которое нагревает поверхность суши и океана, но задерживает длинноволновое (тепловое) излучение планеты, что приводит к повышению ее средней температуры. Содержание углерода в живом веществе, по данным геохимика О. П. Виноградова, составляет примерно 50%.

Схема круговорота углерода в природе известна со школьной скамьи. Под действием солнечной энергии в растениях происходит реакция фотосинтеза — углекислый газ расщепляется, при этом углерод превращается в органические вещества зеленой массы растений, а кислород возвращается в атмосферу. Образовавшаяся масса углерода (растения отмирают или съдаются животными), окисляясь, снова превращается в углекислый газ. Но это наиболее упрощенная схема углеродного цикла. Одновременно происходит сложное взаимодействие атмосферной углекислоты с океаном. При определенных условиях океан поглощает CO_2 (например, при низкой температуре), в других обстоятельствах углекислый газ с его поверхности десорбируется. Наконец, некоторая часть углерода оказывается захороненной или выпадает в осадок, то есть исключается из круговорота. К настоящему времени в карбонатных осадочных породах связано примерно в 15 000 раз больше углекислого газа, чем содержится в атмосфере. В то же время в гидросфере растворенного углерода содержится в 16 раз больше, чем в атмосфере (700 млрд. т в форме CO_2). Таким образом, наибольшее количество углерода содержится в литосфере (10^4 млрд. т).



Известно, что все многообразие органических веществ, биохимических процессов и жизненных факторов определяется углеродом, точнее, его свойствами и особенностями.

Основа круговорота углерода — **процесс жизнедеятельности**: возникновение, видоизменение, разложение. Поддержанию круговорота служит фотосинтезирующая деятельность наземных растений и океанического фитопланктона. Механизм биохимического цикла углерода можно описать следующим образом: растения поглощают углекислоту и с помощью энергии солнечного света используют ее для построения первичных продуктов фотосинтеза, получая разнообразные вещества для своего тела. Цикл не является замкнутым, так как, помимо фиксации углекислого газа, происходит его возвращение в круговорот.

Образованная в ходе фотосинтеза первичная продукция постепенно убывает — потребляется животными, растениями и т. д. (пищевые цепи). Организмы, в свою очередь, выделяют в атмосферу углекислый газ (прежде всего за счет дыхания). Отмершие растения, трупы животных становятся пищей для грибов и микроорганизмов. Последние также дышат, формируется так называемое «почвенное дыхание», в котором участвуют и корни растений, создавая значительную концентрацию углекислого газа в приземном слое атмосферы (рис. 12).

Не полностью разложившиеся и минерализованные органические вещества создают гумус. Однако и гумус под воздействием бактерий и грибов может разлагаться до углекислоты и минеральных соединений.

Между круговоротом углерода Мирового океана и суши существует принципиальное различие. Причина его — сама среда и населяющие ее организмы. На Земле продукция биомассы зависит от содержания влаги и колебаний температуры, в океане — прежде всего от содержания необходимых элементов минерального питания. Именно поэтому здесь слабо представлены организмы высших трофических уровней, а значит, отсутствуют многие звенья круговорота углерода.

И хотя разложение в океане идет быстро — размеры организмов микроскопичны, а продолжительность жизни фитопланктона мала — в результате создаются незначительные запасы фитомассы. Цикл обращения углерода здесь составляет не годы (как, например, у дерева), а дни и часы. То же в целом характерно и для зоопланктона. Соответственно

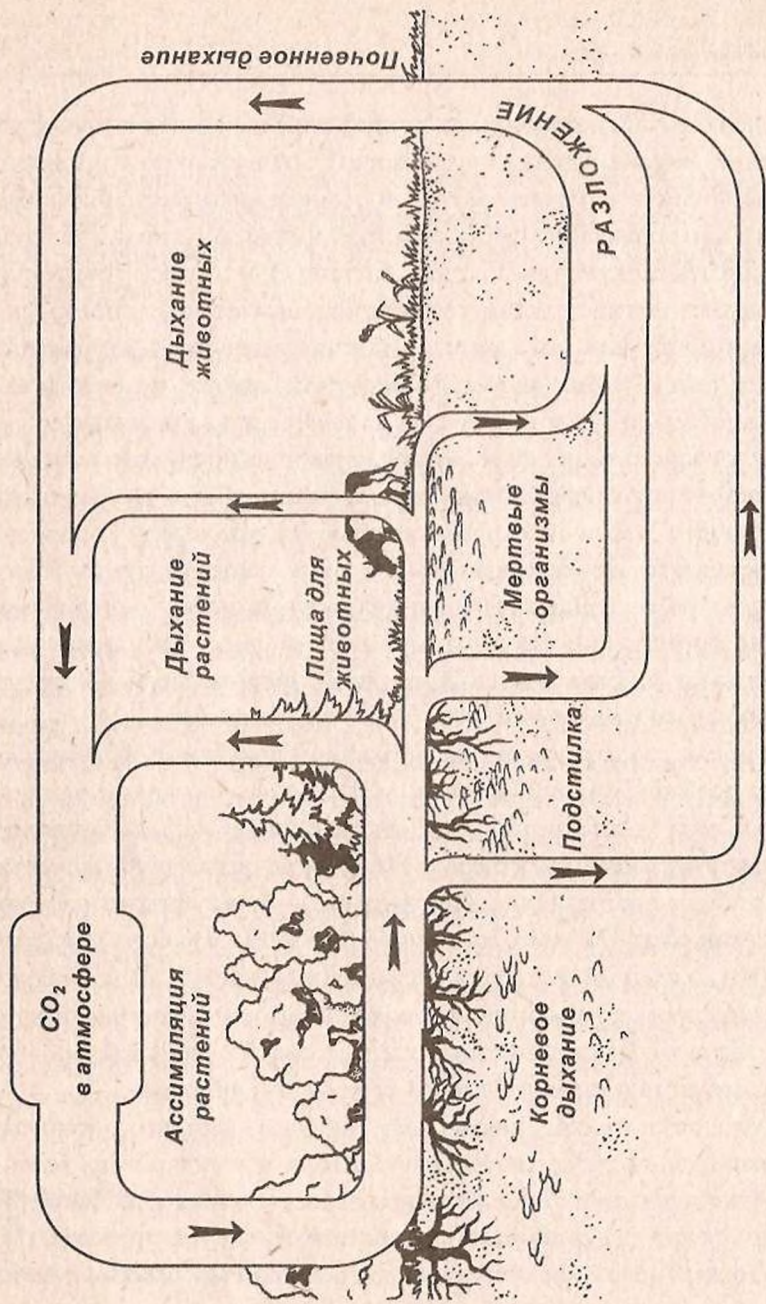
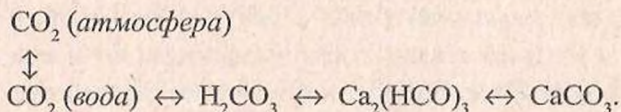


Рис. 12. Круговорот углерода в биосфере (по Б. Болину, 1972)

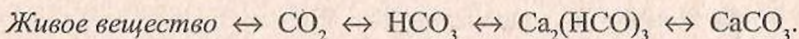
и суммарное выделение углекислого газа весьма незначительно. Уменьшение общей биомассы в каждом последующем трофическом звене снижает долю участия океана в круговороте углерода.

Вместе с тем, воды океана представляют собой своего рода буферную зону, состоящую из угольной кислоты и ее солей (карбонатов). Это депо углекислоты, связанное с атмосферой через диффузию CO_2 из воды в атмосферу и обратно, действует по следующей схеме:



Днем углекислота усиленно расходуется, и карбонаты служат дополнительным источником ее образования. Ночью же за счет дыхания значительная часть ее снова входит в состав карбонатов.

Происходящие процессы идут в следующих направлениях:



Очевидно, что эти процессы являются основным регулятором содержания углекислого газа в атмосфере. В связи с тем, что часть углерода выходит из круговорота (органические вещества не минерализуются), за миллиарды лет существования биосферы огромные запасы углерода сосредоточились в известняках и других породах, в органических осадках. Поэтому в круговороте углерода сейчас участвуют лишь десятые доли процента углерода от его общего количества, имеющегося на Земле.

Деятельность человека вносит существенные изменения в этот круговорот: изменяются ландшафты, в почву вносятся удобрения и пестициды. Сжигание человеком древесной растительности с началом использования огня увеличило выделение углекислого газа. Поначалу это обстоятельство не сказывалось на атмосфере, но с течением времени начал ускоряться цикл и увеличилась скорость круговорота углерода. Использование горючих ископаемых обеспечивает возвращение

выведенного из круговорота CO_2 в атмосферу. За последние столетия его количество в атмосфере возросло на 13%.



В этой связи широко обсуждается вопрос о **глобальном потеплении климата** на 3—4 градуса и о вероятности повышения уровня океана на 50—60 м из-за таяния арктических и антарктических льдов.



Однако высказываются и противоположные мнения. Ряд исследователей считает такую точку зрения чересчур пессимистичной, так как далеко не всегда учитываются многообразные факторы, играющие роль в круговороте углерода. В частности, известно, что от сжигания ископаемых в атмосфере остается только 1/3 образовавшегося CO_2 , а остальное количество, по всей вероятности, связывается океаном и растительностью. Океан, благодаря своей огромной площади, может поглотить не менее половины той углекислоты, которая образуется от сжигания органического топлива.

И наконец о роли углекислого газа в жизни человека. По некоторым данным, для нормального существования человека в составе воздуха должно быть 7% углекислоты и 2% кислорода, а в ряде районов Земли кислорода содержится до 21%. Это в 10 раз больше, чем необходимо, а углекислоты же повсеместно меньше. Ребенок до своего рождения дышит исключительно углекислотой, а после рождения как бы погружается в кислородный «пожар». Жизнь на Земле возникла 4 млрд. лет назад, когда свободного кислорода не было совсем, и не исключено, что продолжительность жизни во многом связана с пониженным содержанием кислорода. В атмосфере Венеры 90% углекислоты и 2% кислорода. Похоже, именно там и следует искать долгожителей.

Круговорот кислорода

Земля — единственная планета со столь высоким содержанием кислорода в атмосфере. Кислород — необходимое условие существования живого. Весь свободный кислород образуется в результате фотосинтеза. Однако некоторые исследователи придерживаются иной точки зрения.



О. И. Мережко и И. М. Величко (1990) считают, что большая часть свободного кислорода земной атмосферы (около 99%) образуется не путем фотосинтеза. Главным его источником является разложение паров воды в верхних слоях атмосферы под воздействием ультрафиолетовых лучей (фотодиссоциация). Второй источник образования кислорода — из оксидов азота под воздействием космического излучения. Третий, менее важный путь, — поступление ядер кислорода в атмосферу в виде компонентов космических лучей.

Тем не менее, именно растительный покров в процессе фотосинтеза ежегодно выделяет около 430—470 млрд. т кислорода. Весь кислород атмосферы проходит через живое вещество примерно за 2000 лет. Полный круговорот воды, являющейся источником кислорода, осуществляется в биосфере примерно за 2 млн. лет. Таким образом, вся вода планеты, весь кислород и водород уже совершили множество циклов превращений фотосинтеза и обратных процессов — окисления органического вещества свободным кислородом. Только после появления фотосинтезирующих организмов, когда накопилось достаточно свободного кислорода и образовался озоновый экран, жизнь смогла выйти на сушу.

Кислород входит во все биологические соединения. Он обеспечивает дыхание всего живого. В связи с тем, что кислород входит в состав многих неорганических (вода, углекислота, карбонаты) и органических соединений (в живом веществе кислород составляет около 70%), его круговорот достаточно сложен. Основные ветви круговорота — образование в процессе фотосинтеза и поглощение в процессе дыхания (рис. 13).

За счет кислорода образовался озоновый экран, огромную роль играет участие кислорода в окислительно-восстановительных процессах, окислении окиси углерода, выделившейся в результате вулканической деятельности, в накоплении сульфатных осадочных пород и т. д. Повсеместно присутствует молекулярный кислород фотосинтеза.

В настоящее время наибольшее влияние на круговорот кислорода оказывает деятельность человека. Человечество ежегодно потребляет

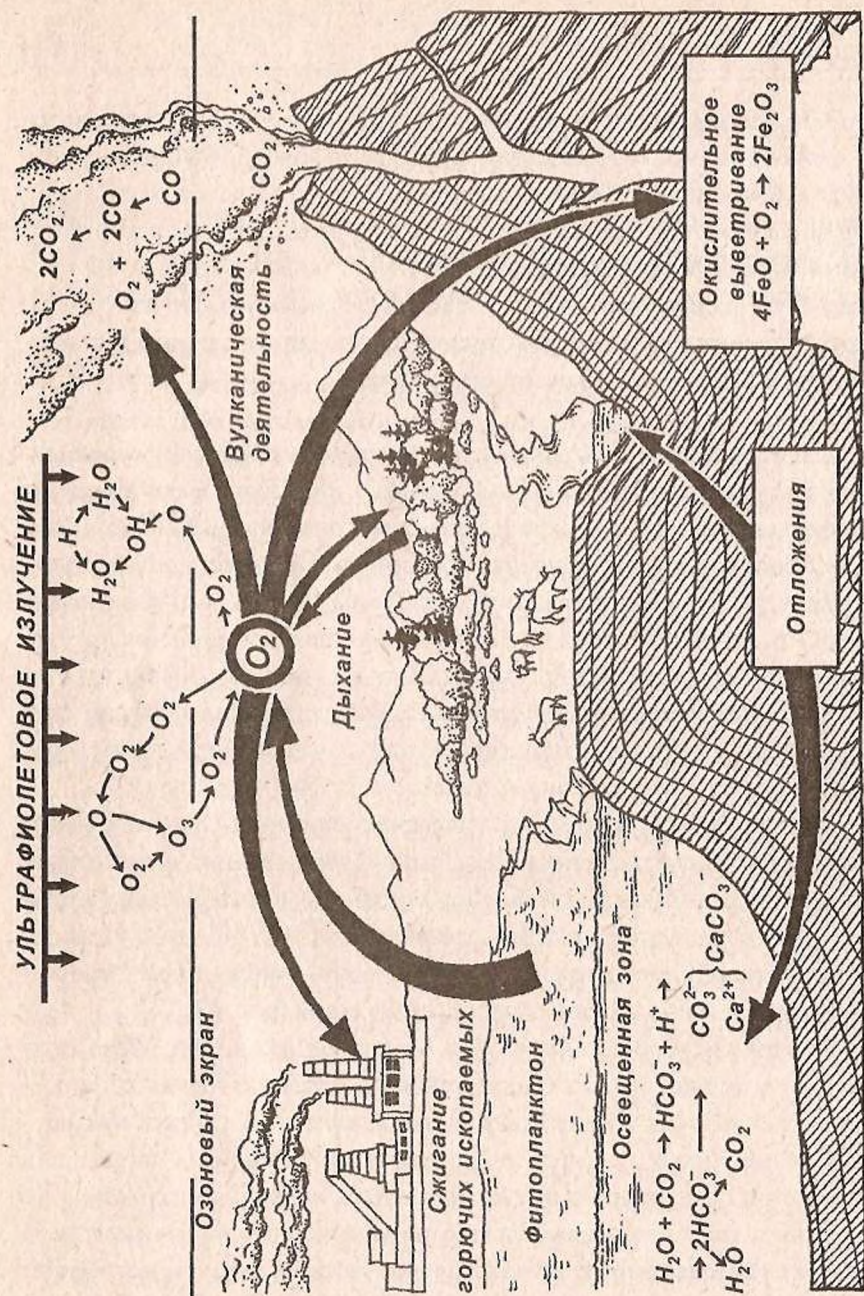


Рис. 13. Круговорот кислорода в биосфере

около $1 \cdot 10^{10}$ т молекулярного кислорода. Огромное количество кислорода расходуется при работе двигателей внутреннего сгорания, в металлургическом производстве.

Интересно, что по расчетам исследователей общее количество молекулярного кислорода в атмосфере составляет $0,8 \cdot 10^{15}$ т, в воде Мирового океана — $0,2 \cdot 10^{15}$ т. Следовательно, всего на поверхности планеты содержится 10^{15} т кислорода.



Основные условия сохранения постоянства газового состава атмосферы — расширение площадей, занимаемых зеленой растительностью, повышение ее фотосинтезирующей способности и продуктивности.

Круговорот азота

Азот входит в состав большинства биологически важных органических веществ всех живых организмов: белков, нуклеиновых кислот, мукопротеидов, ферментов, хлорофилла и т. д. Атмосфера на 79% состоит из азота, и все же его часто не хватает для живых организмов. Газообразная форма азота в биосфере химически малоактивна и не может непосредственно использоваться высшими растениями и животным миром. Растения усваивают азот из почвы в виде ионов аммония или нитратных ионов, используя так называемый фиксированный азот.

Возникновение соединений азота в доступной для растений форме осуществляется в результате небиологической фиксации азота (образования окислов азота и аммиака) как в процессе ионизации атмосферы космическими лучами, так и при сильных электрических разрядах во время гроз.

В почву и водные бассейны аммонийный и нитратный азот попадает с атмосферными осадками, причем содержание нитратов в последних зависит от интенсивности и частоты гроз. Например, на экваторе, где достаточно часто происходят грозы, атмосферные осадки содержат около 2—3 мл/л азотной кислоты, в умеренных широтах — примерно в десять раз меньше. В атмосферных осадках могут содержаться и нит-

ратная и аммиачная формы азота. В среднем 1 км² поверхности Земли получает с атмосферными осадками за год около 1 т фиксированного азота.



И все же биологическая фиксация атмосферного азота значительно преобладает над небιологической природной фиксацией. Это связано прежде всего с деятельностью почвенных микроорганизмов и организмов, живущих в симбиозе с высшими растениями (рис. 14).

Свободно живущие в почве азотфиксирующие аэробные бактерии способны осуществлять фиксацию молекулярного азота атмосферы за счет энергии, получаемой при окислении органических веществ почвы в процессе дыхания, в конечном итоге связывая его с водородом и вводя в виде аминогруппы ($-\text{NH}_2$) в состав аминокислот своего тела. То же способны делать и анаэробные бактерии. Отмирая, и те и другие обогащают почву органическим азотом. Точных количественных данных нет, но принято считать, что в течение года на 1 км² вносится от 0,2 до 2,5 т фиксированного азота.

Наиболее эффективно фиксируют азот клубеньковые бактерии, обитающие на корнях бобовых растений. Именно они снабжают растение-хозяина доступным азотом. А семейство бобовых, как известно, насчитывает 13 тыс. видов, поэтому роль их в поддержании круговорота азота очень велика. Так, в посевах клевера и люцерны содержание связанного азота достигает 150—400 кг/га в год (15—40 т/км²).

Помимо бобовых, это свойство присуще и другим растениям (ольха, облепиха и др.). Биологическая фиксация характерна и для некоторых фотосинтезирующих организмов (сине-зеленых водорослей и фотосинтезирующих бактерий). Сине-зеленые водоросли играют особую роль в обогащении азотом рисовых полей. Характерно, что, в отличие от углерода, фосфора, серы и других элементов-органогенов, соединения азота не образуют в природе аккумуляций. Исключением являются пустыни, где азот накапливается в виде нитратных и аммонийных солей, которые в условиях влажного климата используются растениями или вымываются водой. Вероятно, поэтому наибольшие отложения селитры (нитратов калия или натрия) находятся на побережьях Перу и Чи-

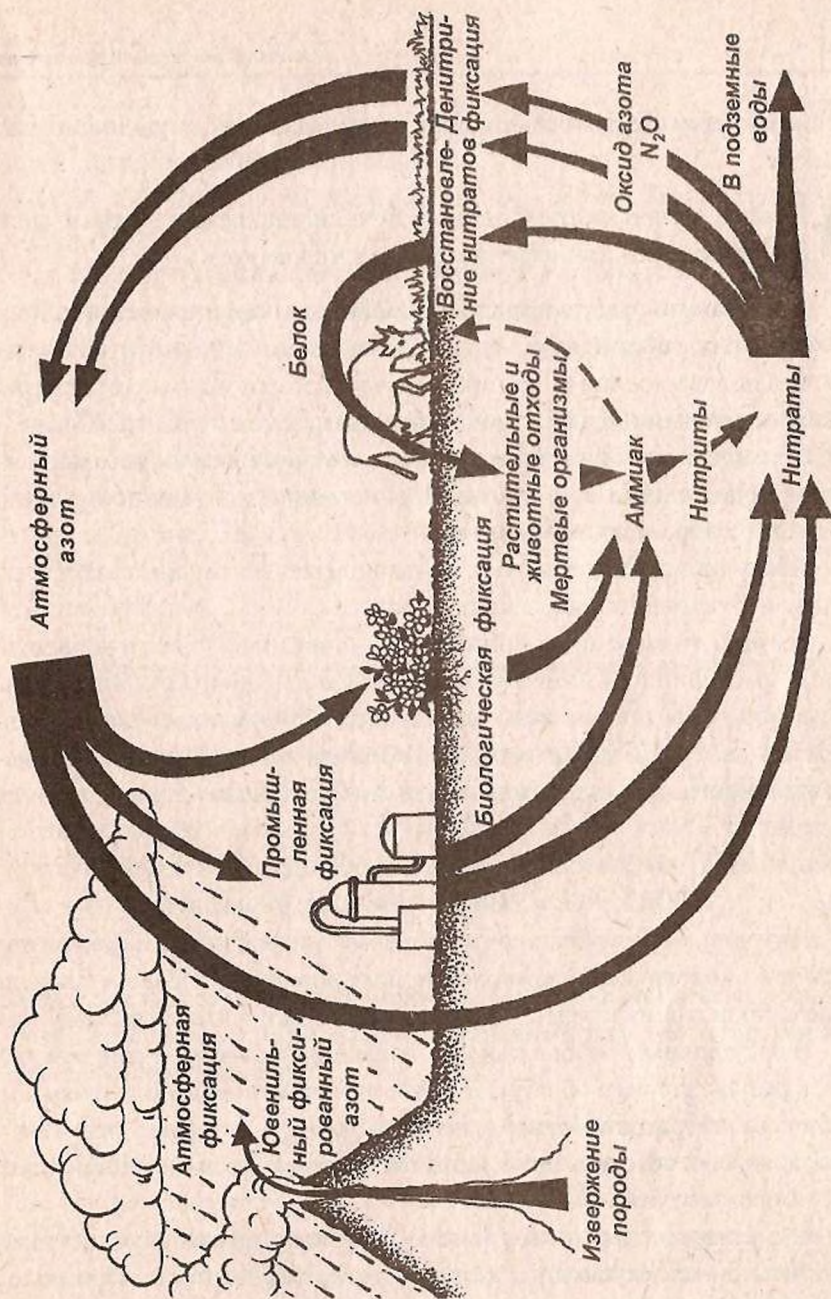


Рис. 14. Круговорот азота в биосфере (по К. Делвичу, 1972)

ли, по соседству с пустыней Атакама, одним из самых засушливых мест на Земле.

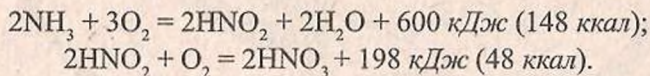


Важная роль в азотном балансе почв принадлежит промышленной фиксации атмосферного азота человеком.

Усваивая азот, растения используют его для построения своего тела. Через растения обогащаются азотом весь животный мир и человечество. После завершения этого цикла связанный азот используется в трофических цепях биопродуцентов. Конечным звеном этих цепей является деятельность аммонийфиксирующих микроорганизмов, которые разлагают содержащие азот органические вещества (аминокислоты, мочевины) с образованием аммиака.

Часть органического азота превращается в гумусные вещества, битумы и компоненты осадочных пород.

Аммиак (в виде аммонийного иона) снова поступает в корневую систему растений или может быть использован в процессах нитрофикации. Микроорганизмы используют энергию окисления аммиака до нитратов и нитритов для обеспечения всех процессов жизнедеятельности. Это окисление может быть представлено следующим образом:

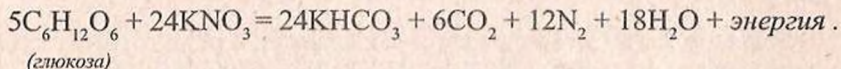


Нитраты, образовавшиеся в процессах нитрофикации, вновь поступают в биологический круговорот, поглощаются из почвы или, если процесс происходит в воде, — фитопланктоном и фитобентосом.

В засушливых районах может накапливаться много нитрата натрия, в результате чего образуются солончаковые почвы. Значительное количество нитратов имеется в птичьем помете, который, разлагаясь в условиях соответствующего климата (Южная Америка, Карибское море), образует гуано.

Существуют организмы, способные восстанавливать нитраты и нитриты до молекулярного азота, — денитрификаторы. При недо-

статке кислорода (в почве или воде) они используют кислород нитратов для окисления питательных веществ:



Но денитрификация имеет подчиненное значение в круговороте азота, так как происходит только в почвах, где содержится большое количество органического вещества и резко ограничено поступление кислорода.

Таким образом, живое вещество играет исключительную роль и в круговороте азота. Жаль, что наши знания об этом далеко не полны. А ведь сегодня человек оказывает все большее влияние на круговорот этого вещества. Наряду с увеличением сельскохозяйственной продукции человечество должно принимать меры к сохранению равновесия азота в природе.

Круговорот фосфора, серы и неорганических катионов

Углерод, кислород, водород и азот в биологических круговоротах образуют газообразные соединения. Следовательно, миграционная способность этих элементов в атмосфере достаточно высока. Для всех остальных вовлеченных в биологический круговорот веществ, кроме серы, образование газообразных соединений нехарактерно. Миграция этих элементов происходит в основном в виде ионов и молекул, растворенных в воде.



Круговорот фосфора в биосфере поддерживается благодаря двум процессам — минерализации органического и выветриванию минерального фосфора.

Фосфор усваивается растениями в виде ионов ортофосфорной кислоты. Круговорот фосфора незамкнут. После поглощения растениями фосфор по трофическим цепям в конечном итоге опять поступает в почву. Основное количество фосфора снова поглощается корнями, но часть вымывается со стоками дождевых вод из почвы в водные бассейны.

В естественных условиях растениям зачастую недостает фосфора, так как в щелочной и кислой средах он находится в нерастворимых соединениях.

Большое количество фосфатов содержится в ряде горных пород. Часть фосфора из них поступает в почву, часть перерабатывается в удобрения (5—6 млн. т), большое количество выпелачивается и вымывается в гидросферу, где его влияние сказывается на фитопланктоне и других водных организмах.

Годовое поступление фосфора с суши в океан составляет от 3,5 до 20 млн. т. В связи с интенсификацией распашки поступление фосфора с поверхностными водами за последние три десятилетия удвоилось.

В Мировом океане потери фосфора происходят в основном за счет отложения органических остатков на больших глубинах. Поскольку фосфор мигрирует с водой из литосферы в гидросферу, возврат его в литосферу осуществляется только биологическим путем: за счет потребления рыбы морскими птицами (образование гуано), использования бентоса и рыбной муки в качестве удобрений и т. п.

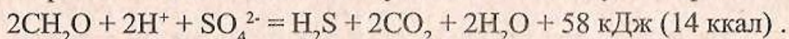
Сера входит в состав серосодержащих аминокислот (цистина, цистеина, метионина) и ряда других важных соединений. Эти аминокислоты поддерживают структуру белковых молекул.

Сера усваивается растениями только в окисленной форме в виде иона SO_4^{2-} . В растениях она восстанавливается и входит в состав аминокислот в виде сульфгидрильных ($-\text{SH}$) и дисульфидных ($-\text{S}-\text{S}-$) групп.

Животные организмы усваивают только восстановленную форму серы, включенную в состав органических веществ. После отмирания и тех и других происходит возврат серы в почву, где снова происходит ее преобразование микроорганизмами.

В аэробных условиях микроорганизмы окисляют органическую серу до сульфатов. А последние снова при посредстве корней растений включаются в круговорот. Часть сульфатов вовлекается в водную миграцию и выносится из почвы. В гумусовых образованиях или образовании

ях, богатых гумусом, сера находится в органических соединениях и не вымывается. В анаэробных условиях при разложении органических веществ образуется сероводород. При наличии сульфатов и органических веществ в бескислородной среде активизируется деятельность сульфатредуцирующих бактерий. Они используют кислород сульфатов для окисления органических веществ и получают необходимую энергию:



Сульфатредуцирующие бактерии распространены в подземных водах, илах и застойных морских водах. Сероводород — яд для живых организмов, поэтому в таких средах почти нет жизни. Таково, например, Черное море на глубинах свыше 200 м. Поэтому предпочтительно, когда окисление сероводорода происходит до сульфатных ионов, то есть сера переходит в доступную форму сернокислых солей. Это осуществляется в природе при участии серобактерий (бесцветных, зеленых и пурпурных). Очевидно, что в превращении серы огромная роль также принадлежит живым организмам.

Мировой океан — главный резервуар серы, так как в него с суши непрерывно поступают сульфатные ионы. Часть ее возвращается на сушу через атмосферу. Это происходит следующим образом: поступление серы в воздух, окисление ее до двуокиси серы, растворение последней в дождевой воде с образованием серной кислоты и сульфатов и, наконец, возвращение в почву.



Хозяйственная деятельность человека ускоряет круговорот серы в биосфере.

Человек извлекает из литосферы и гидросферы значительное количество сульфатов для промышленности и сельского хозяйства. Добываются элементарная сера и сульфиды.

При сжигании каменного угля, нефтепродуктов, переработке серы в воздух выбрасывается окись серы, которая при дальнейшем окислении и растворении превращается в серную кислоту, губительную для живого. Идет процесс обогащения почв сульфатами, интенсифициру-

ется процесс коррозии металлов и др. Уже сейчас стало очевидным, что без совершенствования производственных процессов эти явления грозят экологическими катастрофами в самых разных регионах Земли.

Среди других макро- и микроэлементов, необходимых для осуществления жизненных процессов, следует выделить некоторые металлы.

С водой растения получают катионы металлов из окружающей среды. На суше главным источником неорганических катионов служит почва, в которой они оказались вследствие разрушения материнских пород. За этим следует передвижение катионов в листья и другие органы растений. Некоторые металлы (магний, железо, медь, молибден) входят в состав биологически важных молекул (хлорофилла, ферментов); другие, оставаясь в свободном состоянии, участвуют в поддержании необходимых коллоидных свойств протоплазмы клеток и выполняют иные функции.

При отмирании неорганические катионы в ходе минерализации органических веществ возвращаются в почву. Но этот процесс не может считаться замкнутым из-за выщелачивания и выноса катионов металлов с дождевыми водами, отторжения и выноса органического вещества человеком при возделывании сельскохозяйственных растений, рубке леса, скашивании трав и т. д.

Выщелачивание особенно интенсивно происходит во влажных районах жаркого пояса из-за обильных дождей и низкой поглощающей способности почв (недостаток гумуса). Здесь равновесие этих элементов поддерживать трудно. В умеренных широтах, где изобилие гумуса и меньше осадков, выщелачивание происходит медленнее.

ВЫВОД

Отсюда следует экологически важный вывод: для поддержания баланса неорганических катионов необходимо рациональное хозяйствование.

Мы убедились, что рассмотренные круговороты чрезвычайно сложны. Многие их механизмы до сих пор ясны не в полной мере. Един-

ственное непреложно — все круговороты тесно взаимосвязаны и образуют сложную неделимую систему — **единый биологический круговорот веществ планеты Земля**. Он охватывает всю биосферу и даже выходит за ее пределы, так как в нем участвуют вещества из тех областей атмосферы и литосферы, которые лежат далеко за границами биосферы.

Проблемная лекция 2 по модулю 3 «Основаы традиционной экологии»

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ. ПРОЦЕСС ФОТОСИНТЕЗА

Процесс фотосинтеза не так прост, как это может показаться на первый взгляд. При его изучении возникает большое количество проблем, которые требуют внимания и творческого подхода. Например, разнообразие промежуточных реакций в ходе этого процесса настолько велико, что они до сих пор еще не раскрыты до конца. Имеются также и противоречия. Отметим только наиболее важные из них. Некоторые исследователи считают, что почти весь свободный кислород создан «зеленой фабрикой», другие — что растительность вносит очень незначительный вклад в формирование «кислородной оболочки» Земли. Тот факт, что главная часть урожая формируется за счет фотосинтеза и лишь меньшая — за счет минерального питания, преимущественно азота, фосфора, калия и кальция (от 3—5 до 20—30%), требует творческого осмысления. Для этого необходимо усвоить соответствующие знания и представления.

Сама по себе проблема фотосинтеза является не только интересной и сложной, но и чрезвычайно важной для человечества.

Исследования фотосинтеза составляют сегодня отдельное крупное научное направление. И это неудивительно, потому что продукция расти-

тельности на планете составляет от 50 до 250 млрд. т сухой массы. Это соответствует приблизительно 70—365 млрд. т поглощенного углекислого газа и 50—270 млрд. т выделенного в процессе фотосинтеза кислорода.

Термин «фотосинтез» принадлежит Пфефферу, и появился он только в 1877 г., то есть спустя 201 год после того как началось изучение этого процесса. Обозначает он «синтез на свету» или «синтез с помощью света».

Фотосинтез в наиболее общем понимании — это усвоение углекислого газа растениями и восстановление углерода с образованием органических веществ при участии поглощенной энергии света (рис. 15).

Как уже отмечалось выше, это чрезвычайно сложный процесс. До сегодняшнего дня все еще далека от осуществления мечта французского физика Ф. Жолио-Кюри, который считал, что настоящий переворот в энергетике состоится лишь тогда, когда мы сможем осуществить массовый синтез молекул хлорофилла и процесс фотосинтеза.



Однако необходимо еще раз подчеркнуть, что при чрезвычайно важной роли фотосинтеза в образовании свободного кислорода преобладающее количество последнего в земной атмосфере (около 99%) образуется другим путем. Главным его источником является разложение паров воды в верхних слоях атмосферы под действием ультрафиолетовых лучей (фотодиссоциация). Второй источник образования кислорода — из атомов азота под действием космического излучения. Третий, менее важный путь, — проникновение ядер атомов кислорода в атмосферу в виде компонентов космических лучей.

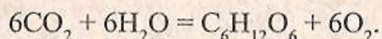
Близким по природе к фотосинтезу растений в живой природе выступает *хемосинтез*, открытый С. М. Виноградским. Общей особенностью для всех видов хемосинтеза является усвоение углекислоты и построение из нее органических веществ при помощи химических источников энергии. Эти процессы, в отличие от фотосинтеза, не зависят от наличия или отсутствия солнечного света, так что здесь мы имеем дело со своеобразной имитацией фотосинтеза.



Рис. 15. Обобщенная схема процесса фотосинтеза

Процесс фотосинтеза делится на три фазы: 1) **фотофизическая** — поглощение фотона света и переход его энергии в возбужденное состояние электронов; 2) **фотохимическая** — переход энергии возбужденного состояния электронов в энергию химических связей; 3) **биохимическая** — включающая процессы преобразования органических веществ вплоть до образования конечных продуктов фотосинтеза. Реакции биохимической фазы происходят с участием ферментов и стимулируются температурой, поэтому эту фазу именуют также термохимической. Чаще две первые фазы называют световыми, а биохимическую — темновой, потому что для нее свет уже необязателен.

Предельно упрощенная формула фотосинтеза выглядит следующим образом:



В процессе фотосинтеза образуется простой углеводород — глюкоза. О его несложном строении свидетельствует его формула — $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$. Для того чтобы убедиться, что это действительно простое соединение, достаточно привести формулу такого важного структурного элемента живого, как жир. Его формула $\text{C}_{57}\text{H}_{140}\text{O}_6$. Молекулы белков, являющихся основой жизни, содержат тысячи атомов. Например, формула одного из них — гемоглобина — выглядит таким образом: $\text{C}_{3032}\text{H}_{4816}\text{O}_{872}\text{N}_{780}\text{S}_8\text{Fe}_4$. И это далеко не самая большая органическая молекула.

Более подробно процесс фотосинтеза освещен в книге О. И. Мережко, И. М. Величко «Тасмниці зеленої фабрики» (Київ, 1990). В ней детально рассматриваются природа и механизмы фотосинтеза, пути его регулирования и интенсификации.

Расходование энергии и воды в процессе фотосинтеза происходит крайне неэкономно. Экспериментально установлено, что КПД фотосинтезирующей растительности (то есть отношение расхода энергии на синтез биомассы к общему количеству поступающей солнечной энергии) очень невелик и обычно не превосходит 0,1—1%. В благоприятных ус-

ловиях величина этого коэффициента повышается до нескольких процентов. Что касается водных ресурсов, то продуктивность транспирации (отношение прироста сухой биомассы растений к расходу воды на транспирацию за данный промежуток времени) обычно имеет величину от 1/200 до 1/1000 (чаще — около 1/300). Очевидно, что такая обильная транспирация не соответствует физиологическим потребностям растения и является в значительной мере бесполезным расходом воды.



Эти два фундаментальных факта указывают на то, что в природных условиях растительный покров осваивает только незначительную часть имеющихся энергетических и водных ресурсов.

Каковы же причины того, что использование природных ресурсов в синтезе биомассы сталкивается со столь существенными ограничениями?

Для выяснения этого вопроса необходимо обратиться к анализу механизма ассимиляции углекислоты и транспирации (М. И. Будыко, 1977).

Орган ассимиляции фотосинтезирующего растения — лист — представляет собой футляр из плотной кутикулярной ткани, пронизанной множеством малых отверстий-устийц, которые могут открываться и закрываться. В этом футляре заключена весьма большая поверхность хлоропластов, содержащих зерна хлорофилла. Поверхность хлоропластов сообщается с атмосферным воздухом через межклеточники и устьица.

Существенно, что для развития процесса фотосинтеза поверхность хлоропластов должна находиться в увлажненном состоянии, поскольку углекислота может ассимилироваться только в виде водного раствора. Поэтому относительная влажность воздуха в межклеточниках велика и обычно значительно превышает относительную влажность атмосферного воздуха.

Таким образом, диффузия углекислоты в лист с открытыми устьицами неизбежно сопровождается диффузией водяного пара в обрат-

ном направлении, то есть транспирацией растения. Отсюда и такой непомерный расход воды.

Кроме этого, колоссальная энергия затрачивается на поддержание разности температур листа и воздуха в летних условиях. Обычно эта разность составляет около 5°C . Исходя из этого значения и приняв относительную влажность воздуха равной 50%, а его температуру 20°C , несложно подсчитать энергозатраты на ассимиляцию. В условиях климата умеренных широт они могут достигать 8% радиационного баланса.

Установлено также, что растения обычно используют только небольшую часть возможного диффузионного притока углекислоты (около 10%). В чем причина этого явления? В. Н. Любименко (1935) отметил, что причина заключается «не столько в малом содержании CO_2 в атмосфере, сколько в недостаточно быстром темпе работы энзиматического аппарата, который управляет оттоком ассимиляторов и их усвоением» (энзимы — катализаторы белковой природы, которые образуются в живых организмах).

Знание физического механизма ассимиляции и транспирации позволяет объяснить, почему растения так неэкономно расходуют энергию и воду и установить соотношение фотосинтезирующей продуктивности растительности и продуктивности транспирации.



Оценка эффективности механизма фотосинтеза согласно

М. И. Будыко (1977) сводится к следующему (необходимо сопоставить эти данные с другими оценками): «Растительность обычно использует очень небольшую часть энергетических и водных ресурсов. Эта часть мала даже по сравнению с тем небольшим КПД, который мог бы быть достигнут при наибольшей возможной диффузии углекислоты из воздуха.

Результаты расчетов указывают, что в случае полного использования атмосферной углекислоты растительность может усваивать не менее 5% поступающей солнечной энергии и что в этих условиях продуктивность транспирации должна равняться не нескольким тысячным (как это обычно имеет место), а нескольким сотым. Поскольку в при-

родных условиях таких высоких показателей эффективности фотосинтеза обычно не наблюдается, следует заключить, что продуктивность растения существенно ограничена метеорологическими факторами на разных уровнях растительного покрова, то есть особенностями фотосинтеза по вертикали».

Установлено, что в каждом слое растительности по вертикали основные параметры отличаются от приземного слоя, так же отличаются потоки коротковолновой и длинноволновой радиации, тепла, количества водяного пара и движения воздуха, существенно изменяясь с высотой. При этом интенсивность коротковолновой радиации убывает с приближением к земной поверхности. Радиационный баланс изменяется в этом же направлении из-за экранирующего влияния растений.

Поток водяного пара в слое растительного покрова возрастает с высотой из-за транспирации, а количество движения воздуха уменьшается начиная от верхней границы растительного покрова по направлению к поверхности Земли вследствие тормозящего действия растительности (происходит ослабление турбулентного движения по сравнению с более высокими слоями воздуха).

Неотъемлемым от фотосинтеза является понятие **фотосинтетически активной радиации (ФАР)**. Солнце испускает широкий спектр излучений. Растения же могут использовать энергию только определенной части этого спектра, которую и называют фотосинтетически активной радиацией. Именно эта радиация обеспечивает фиксацию углерода в тканях растений с помощью пигментов из группы хлорофилла. Эти пигменты связывают солнечную энергию только в диапазоне излучений с длиной волны 400—700 нм. Однако на этот диапазон приходится всего лишь 14% всей энергии Солнца, достигающей земной поверхности. Остальная часть солнечного спектра не может служить источником энергии для земных растений.

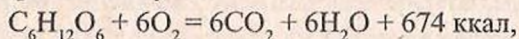


Излучение, лежащее вне границ диапазона ФАР, может выполнять роль физиологического стимулятора или формировать те или иные

условия существования, но ни в коем случае не может быть отнесено к ресурсам.

Реакцию зеленого листа на изменение количества радиации, поступающей на Землю, можно измерить величиной прироста (положительного или отрицательного) сухой массы органического вещества (фотосинтез минус дыхание). Этот показатель принято называть **чистой ассимиляцией**. В темноте, когда дыхание преобладает над фотосинтезом, чистая ассимиляция отрицательна. Существует такое значение освещенности, при которой фотосинтез в точности уравнивает дыхание. Это значение называется **точкой компенсации**. Наконец, еще раз подчеркнем, что все виды живых существ в конечном счете используют одну и ту же форму энергии — энергию химических связей. Любые проявления жизни на планете связаны с использованием химической энергии.

Дыхание растений. В наиболее общей форме дыхание — это процесс обратный фотосинтезу:



то есть глюкоза разлагается на углекислый газ и воду с выделением энергии (1 моль глюкозы (180 г) выделяет 674 ккал энергии). Дыхание занимает огромное место в жизнедеятельности растений. В ходе этого процесса образуются разнообразные органические вещества, которые используются для синтеза белков и других важных соединений, а энергия — для разнообразных обменных реакций, полимеризации простейших соединений и др.

Дыхание в растительной клетке осуществляется преимущественно в митохондриях (от греч. *митос* — «нитки», *хондрион* — «зерно»). Это протоплазменные включения, органеллы, имеющие размеры 0,2—7,0 мкм. Эти органеллы иногда называют «электростанциями», «силовыми станциями» или «легкими клеток». В митохондриях синтезируется белок, но важнейшей их функцией в клетке является все-таки дыхание.

Дыхательные реакции делятся на две ступени. Первая ступень — бескислородная, она осуществляется еще вне митохондрии (анаэробное дыхание), вторая происходит преимущественно в кристах, своеобразных структурах внутри митохондрий. В результате дыхания образуются этиловый спирт и другие соединения, например, уксусный альдегид, уксусная кислота, молочная кислота.

В целом в процессе дыхания белки одновременно разлагаются до органических кислот, а затем снова синтезируются, что содействует их фенотипической (соответствующей смене условий жизни) и генетической перестройке (вплоть до возникающих мутаций).

Программная лекция 2 по модулю 3 «Основы традиционной экологии»

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ, ФАКТОРЫ, РЕСУРСЫ, ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША



Основная цель данного раздела — осознанное различение условий, факторов и ресурсов, понимание причин смешения этих понятий, классификация, усвоение новых понятий, связанных с условиями, факторами и ресурсами, определение центрального понятия теоретической экологии — экологической ниши.

Результатом изучения этого раздела модуля является усвоение следующих ЗУН:

1. Причины, обуславливающие нестрогое терминологическое разграничение понятий «условия», «факторы», «ресурсы».
2. Общенаучные определения понятий «условия», «факторы», «ресурсы».

3. Специальные определения приведенных понятий.
4. Экосистемные факторы. Абиотические, биотические, антропогенные факторы.
5. Классификация экологических факторов по Н. Ф. Реймерсу.
6. Положение о лимитирующем факторе (закон минимума Ю. Либиха).
7. Пищевые ресурсы, энергетические ресурсы.
8. Классификация животных по отношению к температуре. Разнообразие классификаций.
9. Гомойотермы, пойкилотермы, эндотермы, эктотермы.
10. Акклимация и акклиматизация.
11. Эффект воздействия низких и высоких температур.
12. Характеристики основных условий: вода, *pH*, соленость, скорость течения, загрязняющие вещества.
13. Определение понятия «ресурсы», по Д. Тилману.
14. Характеристика основных экологических ресурсов.
15. Солнечная радиация. Что обеспечивает связывание лучистой энергии. Как определить «чистую ассимиляцию». Что такое «точка компенсации». Индекс листовой пластинки: определение и его значения.
16. Двуокись углерода. Характер суточного потока двуокиси углерода.
17. Вода. Способы минимизации потерь воды для ассимиляции углерода.
18. Элементы минерального питания в почве. Взаимодействие с водой. Зоны пониженной ресурсообеспеченности (ЗПР).
19. Кислород. Биохимическое потребление кислорода (БПК). Виды диффузии кислорода.
20. Организмы как пищевой ресурс. Главная особенность пищевой цепи. Три пути, ведущие к трофическому уровню.
21. Пространство как ресурс.
22. Экологическая ниша. Разнообразие, *n*-мерность экологических ниш.

Литература

1. Некос В. Е. Основы общей экологии и неозологии: Учеб. пособие /В 2-х ч. Основы общей и глобальной неозологии. — Харьков, 1998. — Ч. II.
2. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяції и со- общества /В 2-х т. — М., 1989.
3. Білявський Г. О. та інші. Основи загальної екології: Підручник. — Київ, 1995.
4. Реймерс Н. Ф. Природопользование: Словарь-справочник. — М., 1990.

Проблемная лекция 3 по модулю 3 «Основы традиционной экологии»

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ, ФАКТОРЫ, РЕСУРСЫ, ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША

Как в отечественной, так и в зарубежной научной литературе отсутствует строгое терминологическое разграничение понятий «природные условия» и «ресурсы». В качестве более общего понятия, отражающего всю совокупность элементов природного окружения человека (нередко включая и общественные элементы), применяются термины «*environmental*» (англ.) или «*milieu*» (франц.), адекватные понятию «природная среда». Тем не менее, существует необходимость разграничить понятия «условия», «факторы» и «ресурсы», так как эти понятия тесно взаимосвязаны, но вовсе не идентичны. Смешение или неразделение этих понятий, вероятно, связано с тем, что зачастую один и тот же фактор может рассматриваться и как условие, и как ресурс.

Например, кислород является энергетическим ресурсом для большинства сухопутных животных, но для рыб содержание кислорода в воде можно рассматривать и как показатель условий жизни. Поэтому становится понятным, почему некоторые исследователи в понятие «условия» включают понятие «факторы». Так, условие, по М. Бигону и др. (1989), — это изменяющийся во времени и пространстве абиотический фактор среды обитания, на который организмы реагируют по-разному в зависимости от его силы. Проанализируйте самостоятельно это определение, и вы обнаружите множество «неясностей». Например, почему «условие» соотносится только с изменением абиотического фактора? Ведь известна целая совокупность природно-естественных факторов, в том числе абиотические, биотические и антропогенные.

Для того чтобы самостоятельно оценить правомерность того или иного понятия, где в качестве родового терминологического элемента выступают «условия» (например, «экологические условия», «условия существования (обитания)» и т. п.), целесообразно ознакомиться с общенаучным определением понятия «условия».

Условия — среда, в которой пребывают и без которой не могут существовать предметы, явления; то, от чего зависит другое.


В логике различают необходимые и достаточные условия. **Необходимые условия** — это те условия, которые имеют место всякий раз, как только возникает действие; **достаточные условия** — это те условия, которые непременно вызывают данное действие (В. И. Кондаков, 1975).

Условия обитания (существования) — это совокупность природно-естественных факторов и особенностей существования организмов, включающая абиотические, биотические и антропогенные факторы.

Поскольку нередко происходит смешение понятий «условия» и «ресурсы», приведем определение понятия «ресурсы».

Ресурсы (франц. *ressources* — средства, запасы, возможности, источники чего-либо) — энергия, вещество, информация, вырабатыва-

емые вне данной системы и служащие для нее исходным материалом функционирования, развития, существования (Э. Б. Алаев, 1983).

 Главное отличие условий от ресурсов состоит в том, что условия организмом не расходуются и не исчерпываются и ни один организм не в состоянии сделать их недоступными или менее доступными для других организмов.

Например, одним из условий, наиболее существенно влияющих на жизнедеятельность организмов, экологи считают температуру.

Теперь проанализируем определение понятия «фактор» как в общепринятом, так и в специальном значении.

Фактор (лат. *factor* — делающий, производящий) — движущая сила, причина какого-либо процесса, явления, существенное обстоятельство в каком-либо процессе, явлении. По Н. Ф. Реймерсу (1990), фактор — движущая сила процессов или условие, влияющее на них, существенное обстоятельство в каком-либо процессе, явлении.

Экологический фактор — любое условие среды, на которое животное реагирует приспособительными реакциями (за пределами приспособительных реакций лежат летальные факторы). Наряду с этим существует понятие «**экосистемный фактор**» — это воздействие, источником и средой которого служат структура, история и/или функция экосистемы. Это понятие близко к биоценотическому фактору и комплексному фактору с его подразделениями, но с акцентом на объект, в котором фактор сформировался.

Кратко остановимся на совокупности природно-естественных факторов, среди которых принято выделять абиотические, биотические и антропогенные. Подчеркнем, что данная классификация является простейшей.

Абиотические факторы — это факторы неживой природы, прежде всего климатические: солнечный свет, температура, влажность, pH , соленость, скорость течения, концентрация загрязняющих веществ. Сюда же некоторые исследователи относят и такие факторы, как рельеф,

направление ветров, свойства почв, минеральных солей, осадочных пород. Это связано с тем, что иногда отдельно рассматриваются элементы физической среды и химическая группа факторов физической среды, что вряд ли целесообразно, так как нарушается главное требование — единство показателя, с помощью которого осуществляется классификация. Все абиотические факторы действуют на организм прямо или косвенно.

Биотические факторы — это всевозможные формы влияния живых организмов друг на друга (например, опыление растений насекомыми, конкуренция, поедание друг друга, паразитизм) и на среду.

Антропогенные факторы — это все те формы деятельности человека, которые воздействуют на естественную природную среду, изменяя условия обитания живых организмов или непосредственно влияя на отдельные виды растений и животных.

В приведенном выше определении понятия «условие» содержится ключевое слово «среда обитания».



На Земле существуют четыре основные среды обитания: 1) водная; 2) наземно-воздушная; 3) почвенная; 4) среда, образуемая самими живыми организмами. В водной среде обитают *гидробионты*, в почвенной — *эдофобионты* или *геобионты*.

Несмотря на отсутствие единого мнения, большинство исследователей считают, что все черты организма так или иначе возникли вследствие приспособления (адаптации) его к условиям среды.

Классификация экологических факторов (факторов среды)

Экологические факторы различаются по времени, периодичности и очередности возникновения; по происхождению; по среде возникновения; по характеру; по объекту воздействия; по условиям действия; по степени воздействия; по спектру воздействия.

Н. Ф. Реймерс (1990) приводит следующую схему классификации экологических факторов.

По времени: эволюционные, исторические, действующие.

По периодичности: периодические, непериодические.

По очередности возникновения: первичные, вторичные.

По происхождению: космические, абиотические, биогенные, биотические, биологические, природно-антропогенные, антропогенные (в том числе техногенные загрязнения среды), антропические (в том числе факторы беспокойства).

По среде возникновения: атмосферные, водные (влажности), геоморфологические, эдифические, физиологические, генетические, популяционные, биоценоотические, экосистемные, биосферные.

По характеру: информационные, вещественно-энергетические, физические (в частности, геофизические, термические), химические (в частности, солёности, кислотности), биогенные (биотические), комплексные (к ним, в частности, относят системообразующие) экологические, географические, эволюции, климатические.

По объекту воздействия: индивидуальные, групповые (в том числе этологические, социально-психологические, социальные, социально-экономические), видовые (включая человеческий фактор, факторы жизни общества).

По условиям воздействия: зависящие от плотности; не зависящие от плотности.

По степени воздействия: летальные, экстремальные, лимитирующие (ограничивающие), беспокоящие, мутагенные, тератогенные.

По спектру воздействия: избирательные, общего действия.

Экологический фактор в узком смысле слова, по мнению Н. Ф. Реймерса, следует понимать как биоэкологический, с чем вряд ли можно согласиться.

С условиями и факторами связано возникновение положения о лимитирующих факторах, или **закона минимума**, сформулирован-

ного немецким химиком Юстасом Либихом. Он звучит следующим образом:

Успешное функционирование популяций или сообществ живых организмов зависит от комплекса условий; ограничивающим или лимитирующим фактором является любое состояние среды, приближающееся или выходящее за границу устойчивости для организмов интересующей нас группы. Таким образом, если интенсивность тех или иных биологических процессов зависит от двух или нескольких факторов окружающей среды, то решающее значение будет принадлежать такому фактору или ресурсу, который имеется в минимальном, с точки зрения потребности организма, количестве.

Отсюда вытекает еще одно определение понятия «ресурсы»: это все то в природе, из чего организм черпает энергию и получает необходимые для своей жизнедеятельности вещества. Следует подчеркнуть, что ресурсы могут расходоваться и исчерпываться. К ним относятся в основном вещества, идущие на построение тел организмов, и энергия, необходимая для жизнедеятельности. Иногда к ресурсам причисляют и пространство (территорию).

Существуют пищевые и энергетические ресурсы.

Пищевые ресурсы — это все то, что организм потребляет. Для тела зеленого растения необходимы молекулы неорганических веществ и ионы. Сами зеленые растения являются пищевыми ресурсами для хищников и паразитов, а после их смерти — для микроорганизмов, которые используют энергию и вещества их остатков.

Энергетические ресурсы — энергия, которая черпается из солнечного излучения. Солнечный поток отражается и поглощается. Та энергия, которая поглощается, достигает хлоропластов и участвует в процессе фотосинтеза, то есть превращения неорганического вещества в богатое энергией органическое вещество (углекислого газа в молекулу глюкозы $C_6H_{12}O_6$).

В заключение отметим, что один и тот же фактор можно рассматривать и как условие, и как ресурс.

Для более полного знакомства с условиями и ресурсами необходимо обратиться к главам 2, 3 монографии М. Бигона, Дж. Харпера и К. Таунсенда «Экология. Особи, популяции и сообщества» (М., 1989).

Поскольку температура среды является важнейшим условием развития и функционирования живого, рассмотрим теперь взаимоотношения температуры и организма, в частности, **классификацию организмов по их отношению к температуре.**

Одна из простейших классификаций предполагает деление организмов на теплокровные и холоднокровные. М. Бигон и др. (1989) считают ее субъективной и предлагают делить живые организмы на гомойотермные и пойкилотермные.

Гомойотермные — организмы, которые при изменении температуры окружающей среды поддерживают примерно постоянную температуру тела (птицы, млекопитающие).

Пойкилотермные — организмы, температура которых при изменении температуры окружающей среды меняется (антарктические рыбы). Пойкилотермные организмы наделены способностью хотя бы частично регулировать температуру тела (поведенческая реакция).

Более удовлетворительным считается деление организмов на эндотермов и эктотермов.

Эндотермы регулируют температуру тела за счет внутренней теплопродукции.

Эктотермные организмы полагаются на внешние источники тепла.

Грубо говоря, такое деление соответствует различию между птицами и млекопитающими (эндотермы), с одной стороны, и прочими животными, растениями, грибами и простейшими (эктотермы), с другой. Но и такое членение не абсолютно.

Реакция эктотермного организма на температуру неизменна; она зависит от того, какие температуры воздействовали на этот организм в прошлом. Изменения могут происходить как в искусственных лабораторных, так и в естественных условиях.

Если изменения происходят под влиянием условий содержания в лаборатории, то процесс именуется **акклимацией**. Если же он происходит в природных условиях, то его называют **акклиматизацией**.

Высокие температуры влекут за собой инактивирование ферментов (снижение активности микроорганизмов, а также специфических белковых веществ под влиянием различных факторов, в данном случае, температуры) и даже их денатурацию (лишение природных свойств или изменение свойств белков при изменении физических и химических условий среды, в частности, температуры, давления и др.). При высоких температурах дыхание осуществляется быстрее, чем фотосинтез, поэтому растения «голодают», так как расходуют продукты обмена быстрее, чем образуют их.

Низкие температуры замедляют обмен веществ и зачастую ведут к гибели организма. При температуре ниже -1°C многие эктотермы погибают из-за повреждающего действия образующихся внутри клеток кристаллов льда. А если организмы обладают механизмами, предотвращающими образование кристаллов льда внутри клеток, то такие организмы выживают. Формируется данный механизм, например, «закаливанием» растений.

Таким образом, для эктотермов температуры всего лишь на несколько градусов выше или ниже метаболического оптимума могут оказаться летальными.

Что же касается эндотермов, то скорость образования ими теплоты контролируется термостатическими системами головного мозга.

Температура их тела поддерживается на постоянном уровне — обычно между 35 и 40°C , и поэтому они, как правило, отдают тепло окружающей среде. Соответственно они обладают и повышенной инертностью в поисках источника энергии — пищи.

Кратко остановимся на основных условиях (ресурсах).

Вода и pH . Для растения вода — и условие, и ресурс. Поэтому растения экономят воду. Влияние относительной влажности на организм опосредовано температурой и скоростью ветра, и ее трудно отделить от доступности воды вообще. Наземные животные обычно теряют воду путем испарения. Энергия компенсируется за счет воды, поступающей с пищей, питьем, в результате обмена веществ. Именно поэтому «условием», которое чрезвычайно важно для жизни, является **относительная влажность воздуха**. Чем выше относительная влажность, тем меньше различие между внешней и внутренней средой животного, а чем меньше это различие, тем меньше потребность в снижении потерь воды или в противодействии им. Поэтому животные различаются и по своему отношению к значениям pH воды и почвы: и на суше и в воде pH оказывает на организм как прямое, так и косвенное влияние, определяющее характер распространения организмов и их численность. При pH ниже 3 или выше 9 происходит повреждение протоплазмы клеток корня большинства сосудистых растений. Косвенно pH влияет на степень доступности биогенных элементов, на концентрацию ядовитых веществ. При pH ниже 4,0—4,5 минерализованные почвы содержат так много ионов алюминия, что становятся высокотоксичными для большинства растений. При низких pH могут возникать токсичные концентрации железа и марганца. Так же обстоит дело и с животными-гидробионтами. С повышением кислотности воды видовое разнообразие обычно снижается.

Соленость оказывает существенное влияние на распространение и численность организмов. Механизм влияния заключается в борьбе за предотвращение проникновения соленой воды в организм и удалении воды из тела в окружающую среду. Таким образом, для многих гидробионтов регулирование концентраций растворенных в жидкостях тела веществ — процесс жизненно необходимый и требующий подчас значительных энергетических затрат.

Скорость течения. Растения приспособляются к течению посредством надежного прикрепления к неподвижным предметам. Поэтому ряска может существовать только там, где течение или очень медленное, или вовсе отсутствует. Некоторые животные могут удерживаться на месте с помощью крючков и присосок, другие снабжены длинными хвостовыми нитями, помогающими ориентировать тело навстречу потоку и т. п.

Загрязняющие вещества. Человек в процессе жизнедеятельности выбрасывает в окружающую среду огромное количество загрязняющих веществ. Но в самых загрязненных местах обитания всегда найдется несколько особей или видов, способных выжить, — это так называемые устойчивые особи. Загрязнение окружающей среды, по-видимому, предоставляет нам возможность наблюдать эволюцию в действии. *Влияние любого загрязняющего вещества двояко.* Если оно только что появилось или его мало, то вид будет представлен изначально устойчивыми особями. Их будет больше, но, как правило, значительно меньшим окажется разнообразие видов, чем если бы загрязнения не было вовсе.

Согласно Д. Тилману (D. Tilman, 1982) все, что организм потребляет, составляет его ресурсы. К ним относятся солнечное излучение, неорганические молекулы, организмы, пространство (место обитания).

Солнечное излучение рассматривается как ресурс потому, что это единственный источник энергии для зеленых растений, которую они могут использовать в обменных процессах. Если на пути потока лучистой энергии оказывается лист, запускается процесс фотосинтеза. Если лучистая энергия при попадании на лист в то же мгновение не улавливается и не связывается, то она безвозвратно утрачивается. Энергия излучения, связанная при фотосинтезе, проделывает свой зеленый путь лишь однократно. Этим она разительно отличается от атомов углерода

или азота, от молекул воды, которые проходят через бесчисленные поколения живых существ.

Лиственный полог леса или посевов — это «популяция листьев». Всю ее в целом можно охарактеризовать величиной, которая называется *индексом листовой поверхности (ИЛП)*. Индекс листовой поверхности — это отношение общей площади листьев к площади соответствующего участка почвы. ИЛП всегда изменяется от сезона к сезону, с наступлением каждого нового дня и даже по ходу одного-единственного светового дня.

Неорганические молекулы как ресурсы. В процесс фотосинтеза, как известно, непосредственно вовлекаются три ресурса: свет, двуокись углерода и вода.

Двуокись углерода практически полностью поступает из атмосферы. Ночью поток двуокиси углерода в наземных экосистемах направлен вверх — от почвы и растительности в атмосферу, а солнечным днем под лиственным пологом возникает поток двуокиси углерода, направленный вниз. Чтобы поглощать двуокись углерода, зеленому растению приходится терять воду (молекула воды меньше молекулы двуокиси углерода, поэтому всякий организм, поглощающий двуокись углерода из атмосферы, теряет воду). Регулирование осуществляется раскрытием и закрытием устьиц («листных пор»).

Водный и углекислотный балансы надземных частей растения тесно связаны между собой, но ниже дневной поверхности двуокись углерода как ресурс не играет никакой роли. Здесь эту роль исполняют вода и элементы минерального питания.



Все зеленые растения нуждаются в одних и тех же «незаменимых» элементах, но не обязательно в одних и тех же соотношениях.

И вода, и минеральные соли обладают свойствами ресурсов и в этом качестве могут между собой взаимодействовать. К числу ми-

неральных ресурсов принадлежат макроэлементы — азот, фосфор, сера, калий, кальций, магний, железо и микроэлементы — марганец, цинк, медь и бор. Возможность специализации различных растений по различным ресурсам (как это бывает у животных) отсутствует. При поглощении минеральных ресурсов, как и при поглощении воды, не только корень растет навстречу ресурсу, но и ресурс продвигается к корню. Растения с различными по форме и строению корневыми системами по-разному переносят различные концентрации минеральных ресурсов почвы, а также в различной степени истощают минеральные ресурсы. Необходимо помнить, что у большинства растений корней нет — у них имеется микориза, обладающая ресурсопоглощающими свойствами, резко отличающимися от свойств корней.

Кислород как ресурс. Растворимость и способность кислорода к диффузии в воде очень низки, поэтому содержание его в воде — лимитирующий фактор. Кроме того, растворимость этого газа в воде резко снижается с повышением температуры. Когда в водной среде разлагается органическое вещество, кислород расходуется на дыхание микрорфлоры. Это так называемое *биохимическое потребление кислорода (БПК)*. Высокие значения БПК особенно характерны для стоячих вод. Потребность корней растений в кислороде не полностью удовлетворяется за счет почвы. Часть кислорода диффундирует вниз через корни от побегов и т. д.

Организмы как пищевой ресурс. Первичными в пищевой цепи являются **автотрофы** — организмы, синтезирующие из неорганических соединений органические вещества с использованием энергии солнца или энергии, освобождающейся при химических реакциях. Это высшие растения (кроме паразитных и сапрофитных), водоросли, некоторые бактерии (пурпурные, железобактерии, серобактерии и др.). Эти органические вещества становятся ресурсами для гетеротрофов. **Гетеротрофы** — организмы, использующие для питания

только или преимущественно органическое вещество, произведенное другими видами, и, как правило, не способные синтезировать вещества своего тела из неорганических составляющих. Это все животные, паразитарные растения, грибы, подавляющее большинство микроорганизмов.

Таким образом, существует три пути, ведущих к более высокому трофическому уровню: 1) деструкция; 2) паразитизм; 3) органофагия (хищничество).

Деструкция — отмирание организмов и использование бактериями, грибами и животными-детритофагами их тел как пищевого ресурса. Эти организмы не в состоянии использовать другие организмы, пока те живы.

Паразитизм — использование организмов в качестве ресурсов при их жизни. Потребитель не убивает своего «хозяина».

Органофагия (хищничество) — в этом случае пищевой организм (или его часть) поедается, при этом он умерщвляется.

Существует и так называемая **мерофагия** — разновидность органофагии, при которой пищевой организм не умерщвляется (пастбищники).

Среди консументов встречаются «универсалы» (полифаги): они потребляют добычу самых разнообразных видов. Важную роль играет то, насколько ресурс защищен. Существует механическая защита — колючки и шипы, защитные оболочки; есть химические и поведенческие средства защиты от нападения и поедания. Самооборона животных шире, чем у растений, тем не менее некоторые животные также прибегают к химической защите.

Пространство как ресурс. Живые существа всегда занимают определенное место и конкурируют за право пользоваться этим местом. Растения нуждаются в пространстве для размещения корней. Им требуются заключенные в этом пространстве ресурсы — вода и минеральные соли. Поэтому речь здесь идет не о пространстве в физиче-

ском смысле. Данное понятие употребляется для обозначения тех ресурсов, которые из этого пространства можно извлечь. Вместе с тем недостаток свободного пространства может вызвать задержку в развитии организма, то есть пространство превратится в лимитирующий ресурс. В пространстве содержатся ресурсы, но путь к овладению ими лежит через овладение пространством. В определенном смысле само поведение территориальных животных превратило пространство в ресурс (защита границ и т. п.).

Экологическая ниша (ЭН) — место вида в природе, включающее не только положение вида в пространстве, но и его функциональную роль в сообществе (например, трофический статус), и его положение относительно абиотических условий существования (температуры, влажности). Если место обитания — «адрес» организма, то экологическая ниша — это его «профессия». Экологическая ниша в самом общем смысле — многомерное понятие. Но оно может оказаться и одномерным, и двумерным (рис. 16).

Например, экологическая ниша может определяться температурным фактором, то есть организмы могут поддерживать свою численность лишь в определенных температурных границах. Этот оптимальный интервал и является экологической нишей по температурному фактору. Но температура зависит от других условий, например, от влажности. Соответственно организм способен выжить и дать потомство только при вполне определенной влажности. Налицо уже двумерная экологическая ниша. Если подключить еще один фактор (например, свет или рельеф), то экологическая ниша станет трехмерной. Если задействовать еще больше факторов, то экологическую нишу можно представить как *n*-мерную фигуру, то есть гиперобъем, в пределах которого возможно поддержание жизни рассматриваемых организмов. Таково современное представление о строении экологической ниши. Можно говорить о пищевой нише того или иного организма: если условия благоприятны, то необходимо, чтобы и ресурсов было достаточно. Но и это еще не предел, так как длительному существованию

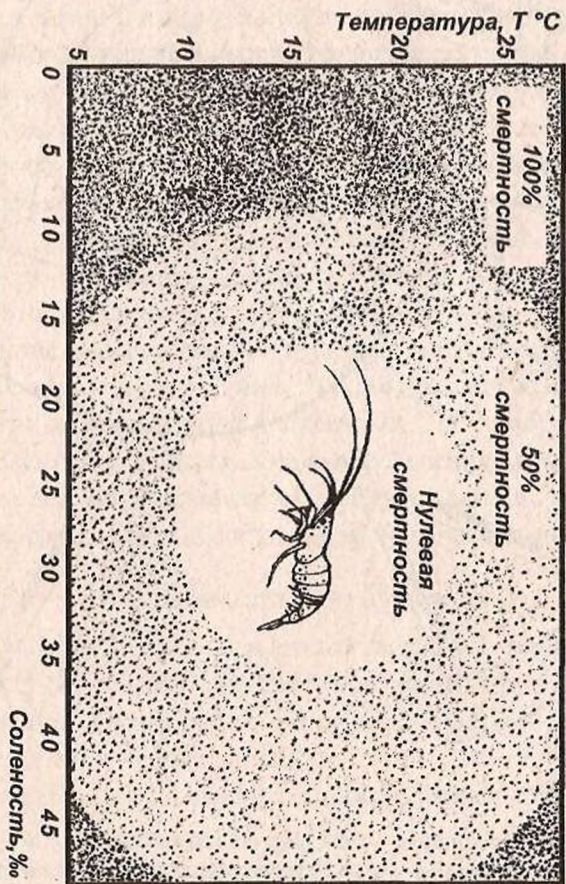


Рис. 16. Экологическая ниша креветки по двум факторам
(по Е. А. Крикунову и др., 1996)

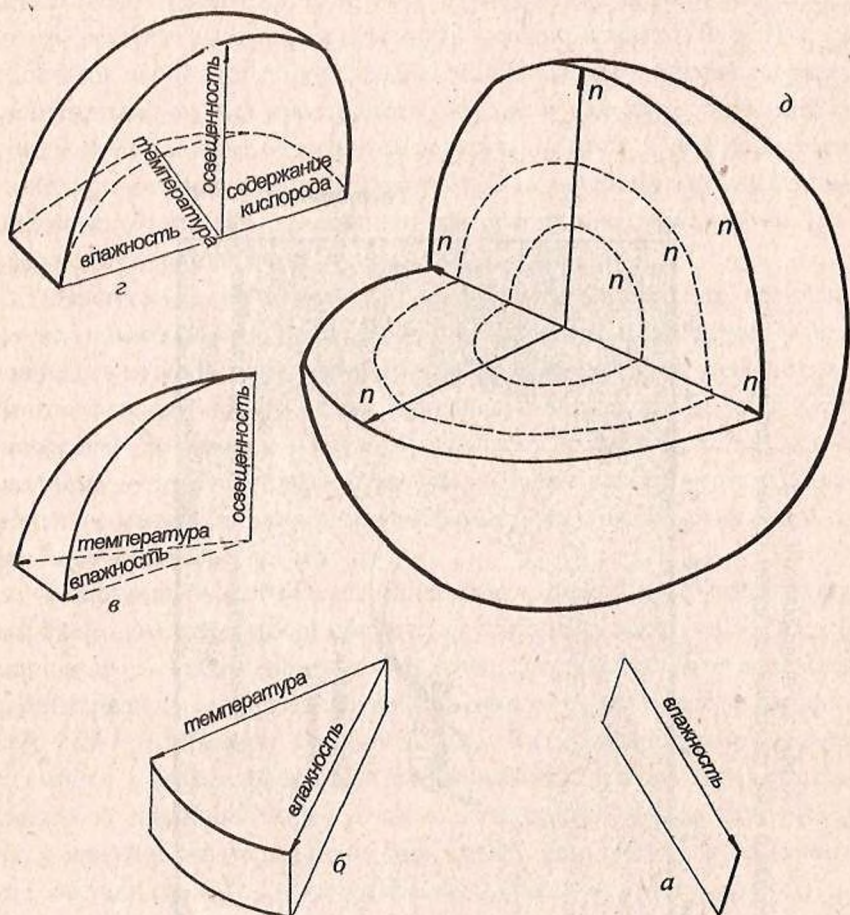


Рис. 17. Экологическая ниша: а — одномерная (по влажности); б — двумерная (по влажности и температуре); в — трехмерная (по влажности, температуре и освещенности); з — многомерная (с множеством факторов); д — n -мерная ниша (гиперобъем, в границах которого возможно поддержание жизни организмов)

организмов могут препятствовать хищники, паразиты, консументы. Поэтому биотические взаимодействия также входят в понятие ЭН (рис. 17).

Итак, **экологическая ниша** представляет собой совокупность всех факторов (условий) и ресурсов среды, в пределах которой может существовать вид в природе. Важно понимать, что ЭН не есть нечто такое, что можно увидеть воочию. Экологическая ниша — отвлеченное понятие, сводящее к общему показателю все, в чем нуждаются организмы, то есть все необходимые условия и ресурсы в нужных количествах, кроме места обитания. Так, кенгуру, бизон, корова систематически далеки друг от друга, но занимают сходные ниши в экосистеме степей. Вместе с тем, один и тот же вид может занимать различные ниши в разных местах обитания. Пример — человек. В некоторых странах он занимает пищевую нишу плотоядного организма, в других — растительноядного. В большинстве же случаев он всеяден. Одно и то же место обитания может содержать множество ниш. Например, лесной массив включает ниши многих видов растений и животных. Таким образом, в понятии «экологическая ниша» объединяются все сведения о потребностях организмов в тех или иных условиях или ресурсах, само же понятие раскрывает роль, которую организм играет в экологической системе.

Вспомогательный словарь

Олиго- (греч. *олигос* — немногочисленный, немногий, незначительный, малый) — часть сложных слов, указывающая на малое количество чего-либо. Примерно соответствует русскому «мало-».

Фагос (греч.) — пожирающий.

Олигофаг — организм, питающийся крайне ограниченным набором кормов.

Трофе (греч.) — пища, питание.

Олиготрофы — растения и организмы с невысокими требованиями к наличию в среде питательных веществ (белоус, пушица, клюква, багульник, вереск, сфагновые мхи).

Консумент (лат. *консумо* — потребление) — организм, потребляющий готовые органические вещества, создаваемые продуцентами, но в ходе потребления не доводящий разложение органических веществ до простых минеральных составляющих.

Консументы 2 порядка поедают растительноядных животных.

Консументы 3 порядка — хищники, паразиты хищников.

Гетеро- (греч. *гетерос* — иной, другой) — означает разнородность, чужеродность, соответствует русскому «разно-».

Гетеротрофы — организмы, использующие для питания только или преимущественно органические вещества, произведенные другими видами, и не способные синтезировать вещества своего тела из неорганических составляющих. Сюда относятся все животные, паразитные растения, грибы, большинство микроорганизмов.

Гомо- (греч. *хомос* — равный, одинаковый, взаимный, общий) — составная часть сложных слов, означающая «сходный, равный», соответствует русскому «одно-».

Пойкило- (греч. *пойкилос*) — пестрый, разнообразный.

Экто- (греч. *эктос* — вне, снаружи) — составная часть сложных слов, соответствующая по значению словам «внешний, наружный».

Эндо- (греч. *эндон*) — внутри.

Деструкция — разрушение, нарушение нормальной структуры чего-либо.

Программная лекция 3 по модулю 3 «Основы традиционной экологии»

ОРГАНИЗМЫ



Основная цель раздела «Организмы» — освоить закономерности функционирования организмов, познакомиться с влиянием окружающей

среды на организмы, путями и способами реагирования организмов на окружающую среду, основными закономерностями их жизнедеятельности.

В результате освоения данного раздела должны быть сформированы следующие ЗУН:

1. Допущения, лежащие в основе теории эволюции Ч. Дарвина. Естественный отбор.
2. Знание наиболее общей классификации изменений природной среды и умение объяснить различия между циклическими, направленными и хаотическими изменениями.
3. Два основных способа реагирования организмов на изменения в окружающей среде.
4. Преимущества и недостатки непосредственного реагирования и реагирования на сигнальный фактор.
5. Основной способ избежать влияния сезонных изменений природной среды.
6. От чего зависит способ переживания циклических изменений природной среды.
7. Благодаря чему прикрепленные организмы переживают изменения среды.
8. Почему зависимые (парные) виды организмов являются особенно ярким примером соответствия между организмами и изменяющейся средой.
9. Почему любой из взаимодействующих видов может создать условия отбора, определить эволюцию другого.
10. Комплекс закономерностей установления соответствия между организмами и изменяющейся средой.
11. Что произойдет, если в процессе коэволюции межвидовое взаимодействие будет постоянно усиливаться и углубляться.
12. От чего зависит выживаемость организма.
13. За счет чего природа осуществляет естественный отбор.
14. Определение понятий «адаптация» и «абаптация».
15. Вклад «приспособленности» в жизнедеятельность организмов.

16. Аналогичные организмы. Определения понятий «конвергентная эволюция» и «параллельная (дивергентная) эволюция».
17. Сходство. Классификация Раункиера. Определение понятия «эко-тип». Примеры. Какие особенности можно считать экотипическими.
18. Определение и сущность понятия «генетический полиморфизм». Преходящий и фенотипический полиморфизм. Половой диморфизм. Возрастной и сезонный полиморфизм.
19. Главная задача экологии, по М. Бигону и др. (1989).
20. Унитарные и модулярные организмы. Определения. Механизм размножения. Примеры.
21. Что такое рост у модулярных организмов?
22. Деление модулярных организмов на группы.
23. Популяция. Плотность популяции. Однократное и многократное размножение.
24. Где и при каких условиях наблюдается многократное размножение.
25. Таблицы выживания. Возрастные пирамиды. Анализ графиков, отражающих общую численность и возрастной состав развивающихся и развитых стран.
26. Закономерности размещения организмов в пространстве и времени: пространственное размещение, миграции, расселение. Определения.
27. Случайное, регулярное, групповое размещение.
28. Расселение активное и пассивное.
29. Покой и спячка. Упреждающая и ответная спячка.
30. Умение объяснить надобность в спячке (покое). Предназначение спячки (покоя).

Литература

1. Некос В. Е. Основы экологии и неэкологии: Учеб. пособие /В 2-х ч. — Харьков, 1998. — Ч. I.

2. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и общества /В 2-х т. — М., 1989. — Т. 1.
3. Реймерс Н. Ф. Природопользование: Словарь-справочник. — М., 1990.

Проблемная лекция 4 по модулю 3 «Основаы традиционной экологии»

ОРГАНИЗМЫ

1. Соответствие между организмами и изменениями в окружающей среде

Изучение организмов необходимо для того, чтобы осознанно пользоваться дарами природы. Для этого следует знать и понимать мир природы и существ, которые его населяют, их численность, распространенность и т. д. Главная задача заключается в том, что среди огромного количества взаимодействий, неповторимости и сложности всех частей природы необходимо отыскать закономерности и научиться их применять в современной, предельно напряженной ситуации, сложившейся в отношениях между природой и обществом. Но может возникнуть и другая проблема — не потеряться среди множества фактов, выделить из их числа основополагающие. Как и в предыдущих лекциях, в приводимом здесь фактическом материале заключается немало противоречий: в определениях понятий, в существующих классификациях, в расхождении в оценке фактов и т. п. Необходимо разобраться во всем этом, пользуясь дополнительной литературой.



Формы жизни обуславливаются изменением физических условий в пространстве и во времени.

Попытка объяснения сложности природы, а также соответствия между организмами и средой предпринята в теории эволюции путем естествен-

ного отбора, предложенной Ч. Дарвином в 1859 г. В основе этой теории лежат несколько допущений, которые следует запомнить: 1) **организмы изменчивы** (не существует двух одинаковых кроликов); 2) **различия между организмами передаются по наследству**; 3) **организмы могут размножиться настолько, что в состоянии заполнить всю Землю, но этого не происходит, так как многие из них гибнут, не успев произвести потомство**; 4) **особи оставляют потомство, и количество их зависит от многих факторов, в том числе от взаимодействия со средой**.



Для одних организмов среда может оказаться благоприятной, тогда индивидуум выживает и оставляет большое число потомков; для других — неблагоприятной, тогда он или не выживает или оставляет меньшее количество потомков. Именно так и происходит эволюция путем естественного отбора.

Разнообразие организмов отражает различия тех условий, в которых проходили жизнь и развитие каждого из видов. Но хорошо известно, что среда постоянно меняется, а соответственно меняется и организм.

Изменения среды многообразны. Обычно выделяют: 1) **циклические** (то есть периодически повторяющиеся) изменения; 2) **направленные** (направление изменений остается стабильным в течение продолжительного периода, например, прогрессирующая эрозия берегов, изменения, связанные с оледенением) и 3) **хаотические**, то есть аритмичные изменения — отсутствие определенного направления изменений (колебания сроков наступления муссонных дождей, траектории циклонов).

Циклические изменения определяют ряд изменений особенностей образа жизни, которые тоже становятся циклическими (ежегодное сбрасывание листвы, изменение густоты и окраса меха).



Существует два основных способа, с помощью которых организмы приводят свои реакции в соответствие с изменениями в окружающей среде: 1) **изменения в ответ на изменение условий внешней**

среды; 2) реагирование на сигнальный фактор, предвосхищающий изменение внешних условий.

Интересен пример с сезоном дождей. Если бы растение проросло в ответ на действие какого-то фактора, свидетельствующего о близком наступлении дождей, вряд ли ему было бы суждено выжить. Поэтому реакция развивается в ответ не на примету, а на дождь как таковой.

Однако непосредственное реагирование на изменение условий приводит и к потерям. Млекопитающему придется страдать от холода в ожидании, пока вырастет зимний мех, если в ответ на уменьшение продолжительности дня реакция не начнется заблаговременно. Выбор того или другого способа реагирования возможен только в условиях относительной стабильности. Способ переживания какого-либо циклического изменения зависит от жизненного цикла организма. Так, одноклеточные водоросли имеют очень короткий жизненный цикл (около суток). Жизнь дуба, слона, кита, человека вмещает многократную смену сезонов, и организму необходимо выбрать — или впасть в спячку, или повысить активность и приспособляемость. Издесь вновь возникают противоречия. С одной стороны — необходимость поддержания активности в течение короткого отрезка года в точном соответствии со складывающимися условиями; с другой — необходимость сохранять активность в любых условиях, справляться с чем угодно, подчас не преуспевая ни в чем.

Избегать неблагоприятных условий можно, например, перемещением (миграции птиц, северных оленей, бизонов). Но прикрепленным организмам это не дано, зато сезонные ритмы отчетливо выражены в особенностях их строения.



Особенно ярким примером соответствия между организмом и средой является **зависимость организмов одного вида от организмов другого вида (пары видов).**

Это, например, зависимость коала от листвы эвкалипта или гигантской панды от побегов бамбука (потребитель — пища; узкая пища-

вая ниша). Аналогичная зависимость существует между паразитами и их хозяевами. В таких случаях среда истощается другим организмом, а следовательно, изменения в одних организмах приводят к переменах в жизни других организмов и любой из взаимодействующих видов может создать новые условия отбора, направляющие эволюцию другого вида. В ходе такого процесса коэволюции межвидовое взаимодействие может постоянно усиливаться и углубляться, а результат этого процесса мы можем наблюдать в природе как пары видов, загнавших друг друга в колею все более и более углубляющейся специализации.

В связи с изложенными основами существует обширный комплекс «законов» и закономерностей установления соответствия между организмами и изменяющейся средой, отражающийся в следующих основных понятиях.

Это прежде всего адаптация и абаптация, приспособленность, конвергенция и параллелизм, сходство, экотипы, генетический полиморфизм. Необходимо знать их сущность, причины и следствия.

Адаптация и абаптация. От степени соответствия со средой зависит выживаемость организмов. В одних условиях индивидуум выживает и размножается, в других — нет. Природа осуществляет отбор. Естественный отбор идет за счет адаптации и абаптации. Адаптируясь, наследственные свойства популяций могут в ряде поколений изменяться. В этом случае говорят, что имеет место эволюция посредством естественного отбора. Но, с другой точки зрения, не лишено смысла и утверждение, что особи данного поколения «абаптированы» условиями, в которых жили предыдущие поколения. Условия прошлого — фильтр, через который некоторые сочетания признаков просочились в настоящее. Видимо, организмы адаптированы («пригнаны») к нынешним условиям лишь постольку, поскольку последние сходны с условиями прошлого.



Организмы не предназначены (не адаптированы) ни для настоящего, ни для будущего и ни к настоящему, ни к будущему не при-

способлены — они являют собой живые следствия собственного прошлого. Они абаптированы своим прошлым.

Латинская приставка «*ad*» означает добавление или усиление, а «*ab*» — уменьшение, отнятие. Соответственно если «адаптация» — это прибавление приспособленности, то «абаптация» — ее снижение.

Приспособленность. Это понятие относительное, а не абсолютное. Приспособленность — относительный вклад особей в численность будущих поколений, то есть наиболее приспособленными особями популяции являются те, численность потомства которых наиболее велика по сравнению с численностью потомства, оставленного прочими, менее приспособленными особями той же популяции. Важно помнить, что среди приспособлений организмов к среде, возникающих в результате эволюции, наиболее наглядными можно считать морфологические адаптации (*морфо* — форма; *адаптация* — приспособление, то есть речь идет об особенностях внешнего строения растений и животных).

По Н.Ф. Реймерсу (1990), это способность организма к изменению в соответствии с изменениями условий существования (для особи — с помощью морфофизиологических и поведенческих изменений в пределах нормы реакции, а для групп особей — с помощью возникновения в процессе эволюции новых приспособлений (адаптаций)). Н. Ф. Реймерс считает, что приспособленность является синонимом адаптации. Таким образом, необходимо выяснить, существует ли различие между приспособленностью и адаптацией.

Конвергенция и параллелизм. Это своеобразные пути поисков соответствия между организмами и средой. Известно, что соответствие между организмом и средой проявляется в сходстве строения и образа жизни организмов, которые обитают в сходных условиях, но принадлежат к различным ветвям эволюционного древа, то есть между ними отсутствует родственная связь, которая могла бы служить источником возникновения общих признаков или свойств.

Этот факт опровергает представление о том, что каждому типу среды обитания соответствует один и только один вариант «совершенного организма». Среда обусловила возникновение **аналогичных** (сходных по внешнему строению или функциям) **организмов**. Например, акула (рыба) строением тела сходна с пингвином (птицей) и дельфином (млекопитающим). Все они произошли от единого предка — пресмыкающегося (рис. 18). Но структуры их тел не гомологичны (то есть не произошли от одних и тех же структур, имеющих у общих предков). Такая эволюция называется **конвергентной**.

Таким образом, все упомянутые крупные водные хищники возникли в различных группах — среди рыб, птиц и млекопитающих. Именно под влиянием внешних факторов одни и те же свойства достигнуты при совершенно различных начальных положениях организмов в процессе эволюционного развития. Они сходны внешне, но глубоко различны по внутреннему строению и обмену веществ, что обусловлено глубокими различиями их эволюционной истории.

Н. Ф. Реймерс (1990) приводит пять вариантов конвергенции. Из них рассмотрим два — сугубо биологический и геоморфологический. Сравнение их дает возможность понять сущность конвергенции. Итак, **конвергенция** — это возникновение у **различных по происхождению видов и биологических сообществ сходных внешних признаков в результате аналогичного образа жизни и приспособления к близким условиям среды** (например, форма тела у акулы и дельфина, облик лиственных лесов северных частей Евразии и Северной Америки). Конвергенция форм рельефа — внешнее и часто временное сходство форм рельефа разного происхождения и геологического состава.

Согласно «Словарю-справочнику по экологии» (К. М. Сытник и др., 1994) **конвергенция** — возникновение у **различных групп организмов сходных внешних признаков в результате аналогичного образа жизни, адаптации к похожим условиям среды и одина-**

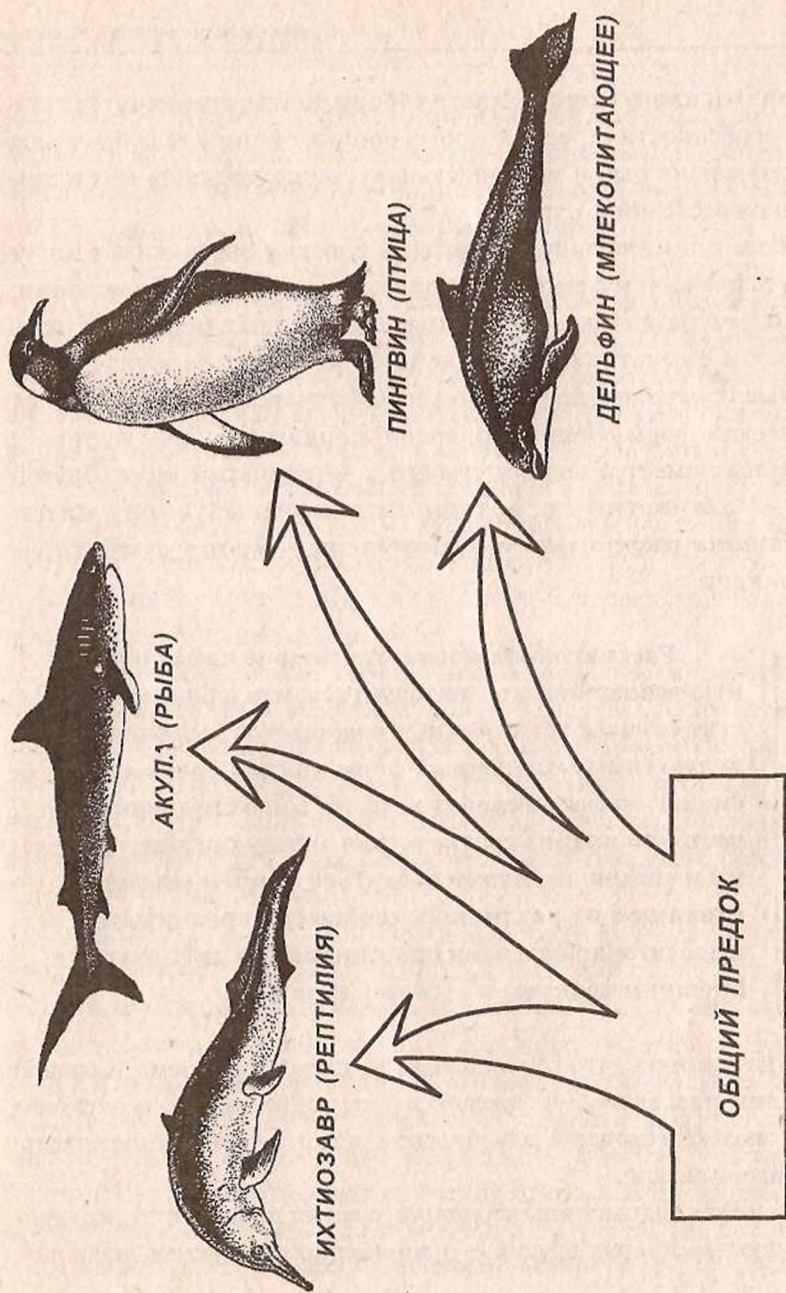


Рис. 18. Пример конвергентной эволюции: сходство внешнего строения организмов в связи с обитанием в водной среде

ково направленного естественного отбора. Конвергенция может затрагивать особенности строения любых органов: формы тела и органов быстроплавающих рыб и млекопитающих, видоизменения вегетативных органов растений и т. п.

Вместе с тем, внешнее сходство и близкий образ жизни могут возникнуть иначе — путем так называемой **параллельной эволюции**, то есть когда в различных систематических группах (например, плацентарных и сумчатых) под воздействием среды происходят параллельные изменения, приводящие к возникновению определенных экологических форм. Например, среди хищников собачьего типа у плацентарных имеется волк, у сумчатых — сумчатый волк. Другой пример — с животными, ведущими подземный образ жизни и питающимися растениями: у плацентарных — крот, у сумчатых — сумчатый крот.

ВЫВОД

Рассматривая конвергентную и параллельную эволюцию, можно убедиться, что в большинстве случаев естественные сообщества включают целую гамму жизненных форм с разнообразными биологическими свойствами. М. Бигон подчеркивает, что анализ соответствия между организмом и средой не должен сводиться лишь к «выдерживанию» из различных сообществ организмов, в достаточной степени напоминающих друг друга внешним обликом и образом жизни.

Важно помнить, что соответствие между организмами и средой иногда может проявляться не столько в бросающемся в глаза внешнем сходстве, сколько в сходстве трофическом (в том, *чем* животное питается и *кто* им питается).

Рассмотрев данные типы эволюции, следует подчеркнуть, что кроме них существует и ряд других — например, сопряженная эволюция.

Эволюция в целом — это естественно направленный процесс исторического развития живой природы, сопровождающийся возникновением, изменением и вымиранием видов, преобразованием экосистем (биогеоценозов) и биосферы в целом.

Сходство между сообществами и несходство форм внутри сообществ. Описать и оценить степень сходства каких-либо объектов живой природы чрезвычайно трудная задача. Сплошь и рядом сходство проявляется, допустим, в «архитектуре» различных растений, а ее не так-то просто измерить количественно. В этом и заключается причина частого употребления расплывчатых терминов — таких как «кустарник», «закустаренный кочкарник», «грубая поросль» и т. п. Тем не менее, предпринимались серьезные попытки разработать и уточнить способы описания жизненных форм высших растений, не зависящие от их таксономической принадлежности.

Первую классификацию растений по жизненным формам предложил А. Гумбольдт. Он выделил 17 основных форм, дав им названия растений, у которых соответствующая форма лучше всего выражена. Это формы банана, пальмы, древовидных папоротников, орхидей и т. д. В основу его классификации положены физиологические признаки, не имеющие экологического содержания, что в конечном счете привело к некоторым несоответствиям.

Простейшей, а во многих отношениях и наиболее удовлетворительной классификацией жизненных форм растений, не учитывающей их систематического положения, до сих пор остается классификация, предложенная датским ботаником Раункьером (Raunkiaer, 1934).

Благодаря классификации Раункиера установлено поразительное сходство между типами растительности различных областей, она показывает, что конкретной среде обитания могут соответствовать не только организмы, но и целые ценоотические комплексы. В системе Раункиера в основном учитывается размещение растений, где расположены и как защищены почки возобновления и верхнепочечные точки роста.

Исходя из этого принципа, Раункиер выделил следующие типы растительности:

1. *Хамефиты*. Зимующие почки обновления у них размещены невысоко от поверхности почвы (полукустарники с деревянистой основой стебля, низкорослые стелющиеся кустарники, растения-подушки, мхи и лишайники).
2. *Фанерофиты*. Зимующие почки обновления находятся высоко от поверхности земли (деревья и кустарники).
3. *Гемикриптофиты*. Зимующие почки обновления размещаются на поверхности почвы (большинство травянистых растений, многолетников).
4. *Криптофиты*. Зимующие почки обновления находятся в почве (бобовые и кормовые травы) или на дне водоемов.
5. *Терофиты*. Зимует только стерня (однолетние).

Система жизненных форм Раункиера разработана для оценки климата как фактора, играющего важную роль в жизни растений и растительных сообществ. Эта классификация жизненных форм дает возможность сравнивать флору разных регионов и представляет собой определенный шаг на пути к построению исчерпывающей экологической классификации сообществ.



Причинами разнообразия растительных форм принято считать следующие:

1. В природе не бывает однородных местообитаний.
2. Внутри подавляющего большинства местообитаний имеются градиенты условий или доступных ресурсов. Эти градиенты бывают пространственными или временными; последние, в свою очередь, могут быть циклическими (например, с суточным или сезонным ритмом), направленными (накопление загрязняющего вещества в водоеме) или беспорядочными (связанными с пожарами, градом и тайфунами).
3. Появление одних организмов в некоторой части местообитания тотчас же повышает степень разнообразия для других.

Несмотря на то, что формы изучаются уже давно, эта проблема окончательно еще не решена. Само наличие большого количества классификаций служит этому подтверждением.

Следует обратить внимание на то, что жизненные формы существуют и у животных. Естественно, для них существуют совершенно иные классификационные признаки: особенности размножения, способы передвижения или добывания пищи, отношение к разным экологическим нишам, ярусам и т. д. Наиболее распространенной классификацией является классификация Д. М. Кашкарова.

Экотипы. Термин «экотип» был впервые использован применительно к некоторым растениям для описания внутривидовых генетически предопределенных локальных соответствий между организмами и средой. По Н. Ф. Реймерсу, экотип — совокупность особей любого вида организмов, приспособленная к условиям места обитания и обладающая наследуемыми признаками, обусловленными экологически. По К. М. Сытнику и др. (1994), это группа особей какого-либо вида, приспособленных к условиям определенного местообитания и отличающаяся от других особей того же вида наследственно закрепленными морфологическими и физиологическими особенностями. Экотип является начальной формой видообразования. Если у некой совокупности особей возникли какие-либо особенности в связи с особенностями местообитания, но при перенесении их на новое местообитание эти особенности исчезают, то данную совокупность нельзя считать экотипом. Таким образом, для экотипа характерны относительно устойчивые особенности, которые формируются под влиянием специфики местообитания организмов. М. Бигон приводит случай с местообитанием организмов в условиях повышенной концентрации тяжелых металлов. Растения, росшие под изгородью из оцинкованного железа, приобрели устойчивость к цинку не более чем за 25 лет. Имеются также сведения о формировании такой устойчивости за 300 лет. Произшедшие изменения выражаются в форме роста, потребности в воде, сроках начала

вегетации, годовом цикле роста, продолжительности жизни и «силе роста», сроках цветения, реакции на биогенные элементы и, наконец, в повышенной устойчивости к токсичным металлам.

Генетический полиморфизм. Полиморфизм (по К. М. Сытнику, 1994) — существование в пределах одного вида растений или животных двух (диморфизм) или более групп особей с резко различающимися признаками. Выделяют *сезонный* полиморфизм — вариабельность особей последовательных поколений в течение года (например, летние и осенние формы некоторых бабочек, весенние и осенние формы колокольчиков и других растений).

Существуют также *половой* полиморфизм (например, у пчел — трутни, рабочие пчелы, матки) и *возрастной* полиморфизм (например, различные виды спороношения у многих грибов). Полиморфизм имеет большое биологическое значение, поскольку позволяет виду существовать в контрастных условиях среды, а также дает материал для видообразования посредством дивергенции признаков различных групп особей, составляющих полиморфный ряд. Напомним, что *дивергенция* — **постепенное расхождение признаков и свойств организмов в ходе эволюции, в результате которого образуются новые виды.**

Детальный анализ популяционных структур для выявления изменчивости внутри небольших локальных популяций приводит нас к понятию генетического полиморфизма.

Генетический полиморфизм — это «сосуществование в пределах одного и того же местообитания двух или более отчетливо различимых внутривидовых форм, причем в таких соотношениях, что постоянное присутствие редчайшей из этих форм не может быть отнесено только на счет непрерывного мутагенеза и иммиграции» (Е. Ford, 1940). Генетический полиморфизм отражает локализованные соответствия между растениями и локальными особенностями местообитания. Однако далеко не все изменения отражают соответствие между организмами и средой. Могут, наоборот, на-

блюдаться несоответствия, когда одна форма проникает в местообитание другой или одна форма вытесняет другую, лучше приспособленную к изменившимся условиям. Такой полиморфизм называется *п р е х о д я щ и м*. Именно он является преобладающим, поскольку условия все время меняются и ни одна популяция никогда не поспевает за изменившимися условиями.

Известный опыт с клевером (растения выкапывали, высаживали в теплицу, а затем снова возвращали в естественные условия, но в разные места), показал, что каждая особь или разновидность распределяется и растет лучше там, где росла раньше, то есть полностью соответствует локальным биотическим условиям существования. Изменчивость, по крайней мере отчасти, обусловлена генетически и отражает соответствие между организмами и средой. Примером полиморфизма у животных может служить полиморфизм в популяциях улиток. Они занимают самые различные местообитания. Для того, чтобы избежать уничтожения хищниками (в конкретном случае — дроздами), улитки меняют цвет раковины и рисунок на ней. Таким образом, любая улитка полиморфна или по цвету, или по рисунку.

Существует и *фенотипический полиморфизм* — растения, приспосабливаясь к среде (чаще — водной), образуют листья более чем одного типа, тем самым компенсируя колебания уровня воды и обеспечивая эффективность жизнедеятельности.

2. Унитарные и модулярные организмы, их жизнь и смерть. Жизнь как экологическое событие. Демографические процессы

Главную задачу экологии М. Бигон определяет как описание, истолкование и понимание закономерностей распространения и динамики численности живых существ.

В каком бы аспекте и какие бы факторы или условия в экологии ни рассматривались, они будут иметь отношение к экологии лишь по-

стольку, поскольку затрагиваются те стороны жизнедеятельности, которые в состоянии повлиять на рождение, смерть или переселение организма.



Таким образом, центральным вопросом любого экологического исследования является выяснение численности особей, их распределения, закономерностей демографических процессов (рождаемости, смертности, миграций), определяющих численность, а также механизмов воздействия внешних факторов на эти процессы.

Исходя из сказанного, в число основных задач экологии включается изучение законов рождения и гибели особей и в несколько меньшей степени — их переселения (миграции).

В этой связи центральными являются определения понятий «особь», «унитарные и модулярные организмы».

Особь — это отдельный неделимый экземпляр элементарной единицы жизни. Особь фактически является частью более общей системы живого. Особь — это конечный дискрет, отдельность живого, способного к самостоятельному существованию.

Унитарные организмы — это такие организмы, строение и размножение которых в значительной степени предопределено генетически. Жизнь унитарного организма начинается с момента оплодотворения яйцеклетки сперматозоидом, далее происходит образование зиготы, которая имплантируется в стенку матки, и начинается сложный процесс эмбрионального развития по строго определенной программе. Идеальный пример унитарного организма — человек.

Модулярные организмы — такие организмы, у которых из зиготы развивается некая единица строения (модуль), порождающая затем все новые и новые модули, напоминающие исходный. Развитие модулярных организмов не предопределено какой бы то ни было конкретной программой и в высшей степени зависит от их взаимодействия с окружающей средой. Модулярными являются большинство растений (деревья, травы), животные — губки, гидроиды, корал-

лы, мишанки. Модулярными организмами являются также многие грибы и простейшие.

Основной конструктивный модуль, определяющий характер роста надземных частей высшего растения, — это лист вместе с его пазушной почкой и прилегающим участком стебля — междоузлием. Почка, прорастая, порождает новый лист, который, в свою очередь, снабжен собственной пазушной почкой. *Рост* — это накопление модулей. Все модулярные растения делятся на две группы:

1. Тянущиеся вверх и разбрасывающие свои модули выше соседей;
2. Распространяющиеся горизонтально, то есть разбрасывающие модули по поверхности субстрата.

У деревьев, в отличие от трав, другая система соединений, связывающих отдельные модули воедино и соединяющих их с корневой системой. Эти соединения не гнивают, а одревесневают, то есть отмирают, но под этим «бывшим соединением» (корой) располагается тонкий слой живых тканей. Этот живой слой непрерывно порождает новую ткань и окружает ствол дерева все новыми и новыми напластованиями отмершего клеточного материала. Большая часть дерева — это нечто вроде кладбища, где погребены отжившие стеблевые ткани.

На обширных пространствах океана и суши преобладают модулярные организмы, такие, например, как морские водоросли, кораллы, лесные деревья и травы.

ВЫВОД

Подводя итог, необходимо подчеркнуть следующее — всякая экологическая теория, претендующая на широту охвата разнообразных жизненных форм, должна использовать в качестве основной расчетной единицы не только рождение и смерть особи, но еще и единицу модулярного роста (то есть рождение и смерть отдельного модуля).

Популяция. Термин «популяция» (от лат. *populus* — народ, население) заимствован из демографии и введен В. Л. Иогансеном в 1903 г.

Популяции в природе — это, как правило, объединения в единое целое отдельных видов.



Необходимо помнить, что объединяются представители одного вида, размещенные в пределах определенной территории.

Определение данного термина, несмотря на широкое употребление, также неоднозначно и используется в нескольких значениях. Встречаются формализованные определения, конкретные и теоретические. Но в каждом из них также имеются расхождения.

По К. М. Сытнику и др. (1994), *популяция* — группа особей какого-либо вида организмов (животные, растения, микробы), в которой организмы могут обмениваться генетической информацией, занимающая определенное пространство и обладающая многими характерными признаками: плотностью, рождаемостью, смертностью, распределением организмов по возрасту, биотическим потенциалом, характером размещения организмов в пределах территорий, типом роста.

При этом то, что подразумевается под популяцией, варьирует в зависимости от объекта и характера исследования. Это значит, что границы популяции зачастую произвольны. Например, можно изучать популяцию липовой тли, населяющую один-единственный лист, одно дерево или целый лесной массив.

Популяционные структуры, несмотря на отсутствие в большинстве случаев длительных непосредственных контактов между отдельными элементами популяции, имеют стабильный характер. Биологические процессы в популяциях определяются генетической и экологической структурой особей, которые их образуют. При этом необходимо понимать, что особи в популяции могут действовать самостоятельно и независимо от других.

По И. И. Дедю (1990), *популяция* — совокупность особей вида с общими условиями, необходимыми для поддержания его численности на определенном уровне в течение длительного периода, и с известными свойствами, определяющими единство особей.

Н. Ф. Реймерс (1990), как обычно, приводит довольно широкий спектр использования термина «популяция»: 1) совокупность особей одного вида, которые на протяжении большого числа поколений населяют определенное пространство; 2) все население какой-либо территории (страны, провинции, любой административной единицы); 3) особи близких видов (например, мышевидные грызуны), которые проживают вместе на любой территории.

Каждая популяция выполняет строго определенную функцию в том биоценозе, в котором она распространена.



Существует много типов популяций: популяция элементарная, популяция ценогическая, популяция географическая и т. д.

В соответствии с В. И. Бекмишевым (по В. К. Мьякушко, Ф. В. Вольвачу, 1984), выделяются следующие популяции:

- 1) *независимые* (имеющие высокий потенциал размножения);
- 2) *полузависимые* (существующие только при размножении собственных особей при низкой их численности);
- 3) *зависимые* (рождаемость не компенсирует потерь, существуют за счет пополнения численности особей из соседних популяций);
- 4) *псевдопопуляции* (не могут размножаться в данном месте);
- 5) *популяции, которые периодически возникают за пределами распространности вида*;
- 6) *гемипопуляции* (особи дифференцируются на разных фазах жизненного цикла, например, на разных фазах развития насекомых).



Популяция имеет экологическую структуру, численность и плотность, пространственную структуру, половую и возрастную структуру, показатели рождаемости и смертности. Существуют разные формы популяционных сообществ, динамика их численности и т. д.

Экологическая структура популяции, по В. К. Мьякушко и Ф. В. Вольвачу, — это состав популяции, который определяется численностью, плотностью размещения, морфофизиологической и генетической дифференциацией особей.

Структура популяции — это форма адаптации ее к условиям существования, которая характеризует современное состояние популяции и возможности ее развития в будущем. Основным параметром популяции является плотность.

Плотность популяции — число особей в пересчете на единицу площади. Но может рассматриваться и число особей в пересчете на один лист, число особей на одного хозяина или какая-либо иная мера.

В обобщенном виде плотность популяции определяют как величину популяции по отношению к занимаемому ею пространству. Плотность популяции выражается количеством особей или биомассой популяции на единицу площади или объема (воды, воздуха, почвы). Плотность легко можно пересчитать в общую численность. Изучается также возрастная динамика выживания и плодовитости популяции.

Для характеристики половой структуры популяции используют ряд показателей. Наиболее распространенным показателем является **отношение количества женских особей к определенному количеству мужских особей** (в частях или процентах).

По возрастной структуре существуют **моноциклические** и **полициклические** популяции. Моноциклическость характерна для большинства травянистых растений, насекомых. Полициклические популяции образуют древесные растения и многолетние травы, а среди позвоночных и беспозвоночных животных такие, жизнь особей которых продолжается более одного года.



Рождаемость и смертность — это основные показатели динамики популяций. **Показатель рождаемости** — это отношение общего количества родившихся особей к общей численности популяции.

Уменьшение численности популяции определяется двумя факторами — смертностью и миграцией.

Смертность может быть вызвана истощенностью жизненных ресурсов, старостью, конституциональными изъянами (недостатками) организма, каннибализмом, конкуренцией, хищничеством, паразитизмом, действием болезнетворных организмов и т. п.

Однолетние растения размножаются, как правило, один раз в жизни; для животных же более характерно многократное размножение.

Непрерывное многократное размножение. Демография человека. Каждая особь участвует в размножении многократно, а само размножение может происходить в любое время в продолжение всего года. Это проявляется там, где не наблюдается проявлений сезонности (у обитателей тропиков, у многих паразитов и жителей зернохранилищ), или у тех организмов, для которых происходящие во внешней среде сезонные сдвиги в сущности безразличны из-за высокого совершенства физиологических механизмов. Наиболее яркий тому пример — человек.

Изучение численности, размещения, состава, динамики народонаселения составляет предмет самостоятельной науки — демографии. Кстати, впервые таблицы выживаемости были составлены для нужд страхования и пенсионного обеспечения. С этой же целью составляются и так называемые возрастные пирамиды.

Кроме этого, строятся графики, отражающие общую численность и возрастной состав развивающихся и развитых стран. На таких графиках отчетливо видны различия в изучаемых параметрах для различных регионов. Они обусловлены тем, что в развивающихся странах рождаемость заметно выше, а выживаемость ниже. Но вместе с тем население развивающихся стран стремительно увеличивается, а в развитых если и увеличивается, то весьма незначительно. На передний план выдвигается проблема — как прокормить население развивающихся стран. Даже если темпы рождаемости в них изменятся (уменьшатся), народонаселение все равно намного возрастет, потому что множеству жителей развивающихся стран еще только предстоит вступить в детородный период. Явление это именуется «**инерцией роста численности**», и увеличение вдвое населения этих стран — далеко не предел. А это означает, что масштабы этой проблемы поистине устрашающие.

Закономерности размещения организмов в пространстве и времени. Основными понятиями, характеризующими эти закономерности, являются: «пространственное размещение», «миграция» и «расселение». Первое понятие может рассматриваться и как исходное, и как результат произошедшего ранее перемещения. Два других термина используются для обозначения вполне определенных разновидностей перемещения организмов.

Пространственное размещение. Существует три основных типа размещения: случайное, регулярное (именуемое также единообразным) и групповое (именуемое также контагиозным).

Миграция чаще всего понимается как массовое направленное перемещение множества особей данного вида из одного места в другое (полчища саранчи, перелеты птиц, передвижение прибрежных животных вслед за приливами и отливами).

Расселение чаще всего подразумевает удаление одних особей от других (например, от родителей, братьев, сестер).

Расселение бывает активным (бег, полет, плавание и т. п.) и пассивным (перенос ветром, течением). Принципиальных различий между этими понятиями, очевидно, не существует. Миграции могут быть ежесуточными, приливно-отливными, сезонными. Расселение может быть как бегством, так и расселением ради открытия. Важно, однако, понимать, что и понятие «миграция», и понятие «расселение» употребляются по отношению к группе, но все же миграция — это массовое передвижение, а расселение касается особи или даже части ее.

Говоря о расселении во времени, мы подразумеваем покой и спячку. **Покой и спячка** используются организмами с целью повышения вероятности оставления потомства. Это нередко происходит тогда, когда существующие условия неблагоприятны для выживания, роста или размножения, а в будущем можно ожидать изменений к лучшему. Таким образом, отсрочку периода активности части популяции можно считать как бы расселением во времени. Пребывание в состоянии покоя (спячки) позволяет сберечь энергию, которая будет использована позднее. В этом состоянии также заметно увеличивается устойчивость особи к воздействию неблагоприятных внешних условий.

Спячка и покой бывают либо **упреждающими**, либо **ответными**. Упреждающая спячка обычно опережает наступление неблагоприятных условий. Это, как правило, характерно для организмов, живущих в условиях сезонных, «предсказуемых» изменений. Её нередко называют «диапаузой» для животных и «врожденным покоем» для растений. Покой же (ответная или вторичная реакция) наступает непосредственно за наступлением неблагоприятных условий — в ответ на них.

Программная лекция 4 по модулю 3 «Основы традиционной экологии»

РАЗНООБРАЗИЕ И ОСНОВНЫЕ ТИПЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ



Основная цель этого раздела модуля — изучить все разнообразие непосредственных взаимодействий между живыми организмами: конкуренцию, хищничество, паразитизм, мутуализм и детритофагию.

Ниже перечислены основные знания, умения и навыки, которые необходимы и обязательны для усвоения данного раздела.

1. Что является действительными признаками взаимодействия организмов.
2. Основные типы взаимодействий.
3. Определение понятия «конкуренция» в широком контексте.
4. Чем отличается внутривидовая и межвидовая конкуренция.
5. Сущность внутривидовой конкуренции.
6. Определение конечного эффекта внутривидовой конкуренции.
7. Условия существования конкуренции.
8. Виды внутривидовой конкуренции.
9. Территория как ресурс.
10. Является ли территориальность гибким и тонким поведенческим механизмом.
11. Определение места и значения саморазреживания популяции.

12. Сущность межвидовой конкуренции.
13. Главное правило межвидовой конкуренции.
14. Виды межвидовой конкуренции.
15. Что такое аменсализм.
16. Определение понятия «хищничество».
17. Таксономическая и функциональная классификация.
18. Привести примеры и дать характеристику каждого класса хищников.
19. Результаты действия разных классов хищников.
20. Классификация хищников по количеству используемых ими жертв.
21. В каких случаях хищничество приносит пользу. Примеры.
22. Что такое компенсирующее ослабление внутривидовой конкуренции.
23. Предел вредного воздействия хищника на популяцию.
24. Что такое «экология поведения». Уметь назвать один из видов поведения.
25. Дать определение понятий «переключение», «предпочтение».
26. Примеры биологических методов борьбы с вредителями.
27. В чем состоит основное значение неоднородности среды.
28. Перечислить взаимодействия, в которых человек выступает как хищник.
29. Что важно для разработки стратегии промысла.
30. Центральная концепция теории и практики промысла.
31. Определение понятия «паразит». Ключевой момент в многообразии определений паразитизма.
32. Аменсализм.
33. Критерий оценки вреда.
34. Классификация паразитов.
35. Некротрофные и биотрофные паразиты. Голопаразиты, полупаразиты.
36. Редуценты и детритофаги.
37. Размножение, фиксация, минерализация.
38. Ресурсы для детритофагов и редуцентов.
39. Ризосфера, филлосфера.

40. Специализированные редуценты.
41. Многочисленность детритофагов.
42. Мутуализм.
43. Отличие мутуалистов от паразитов и свободноживущих сородичей.
44. Сложность поведенческих связей при мутуализме.

Литература

1. Некос В. Е. Основы экологии и неозоологии: Учебн. пособие / В 2-х ч. — Харьков, 1998. — Ч. I.
2. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяції і со-общества / В 2-х т. — М., 1989. — Т. 1.
3. Реймерс Н. Ф. Природопользование: Словарь-справочник. — М., 1990.
4. Сытник К. М., Брайон А. В., Гордецкий А. В. и др. Словарь-справочник по экологии. — Киев, 1994.
5. М'якушко В. К., Вольвач Ф. В. Екологія. — Київ, 1984.

Проблемная лекция 5 по модулю 3 «Основы традиционной экологии»

РАЗНООБРАЗИЕ И ОСНОВНЫЕ ТИПЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ

Проблемность данного раздела модуля заключается в установлении форм взаимодействия организмов, в выявлении динамического равновесия организмов со средой, в поиске определенных факторов саморегуляции динамического равновесия, в определении негативного и положительного взаимодействия — при всех противоречиях, существующих во взглядах исследователей на эту проблему. И естественно, что только

репродуктивным уровнем (копирование) и даже репродуктивно-вариативным (самостоятельность не только в копировании, но и в выборе способов деятельности, действий в определении интерпретации) здесь не обойтись. Необходимо использовать творческий потенциал, проявить инициативу, самостоятельность в выборе наиболее адекватного варианта, найти оптимальный способ разрешения существующих проблем. С этой целью важнейшие вопросы освещены в лекции, в то же время сохраняется необходимость в работе с дополнительной литературой, без чего невозможно сформулировать объективную точку зрения на проблему.



Организмы, взаимодействуя тем или иным способом, непосредственно влияют на жизнедеятельность друг друга.

Если такого влияния нет, то отсутствует и взаимодействие. Именно здесь кроется корень проблемы. По В. К. Мьякушко и Ф. В. Вольвачу (1984), классическая ботаническая концепция исходит из представления, что растения конкурируют между собой за свет, воду, питательные вещества и пространство, а микроорганизмы — за все упомянутые факторы, кроме света. В последнее время сложилось мнение, что основная борьба микроорганизмов происходит за субстрат, являющийся источником энергии, и что борьбы за воду и минеральные элементы среди микроорганизмов не существует. Вода — основной фактор, обуславливающий активность микроорганизмов. Но в метаболических реакциях микроорганизмов вода чаще продуцируется, чем потребляется. Что же происходит на самом деле?

Различают пять основных типов взаимодействий: конкуренцию, хищничество, паразитизм, мутуализм и детритофагию (рис. 19, 20).

Конкуренция. В широком смысле это взаимодействие сводится к тому, что один из организмов потребляет ресурс, который, если бы он был доступен для другого организма, мог бы им потребляться. Одно животное лишает части ресурса другое, которое вследствие этого медленнее растет, оставляет меньшее число потомков и имеет больше шансов погибнуть.

Лишать друг друга потенциального ресурса могут особи как одного, так и разных видов. Поэтому выделяется внутривидовая и межвидовая конкуренция.

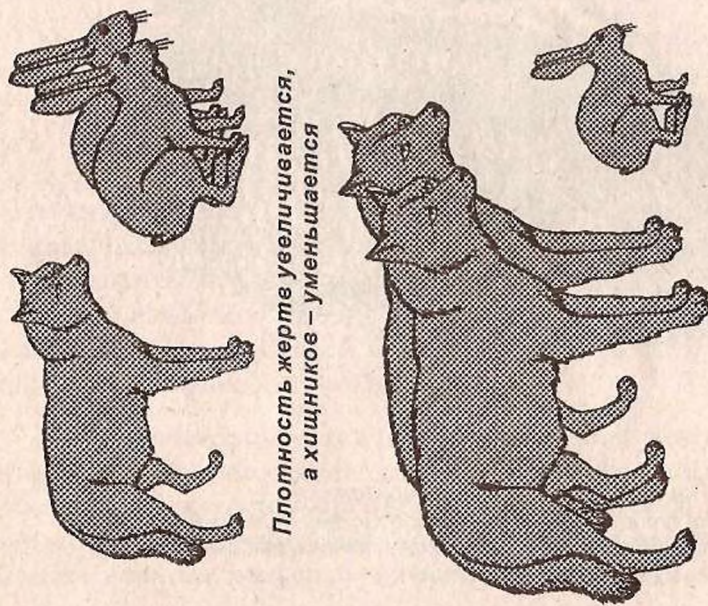
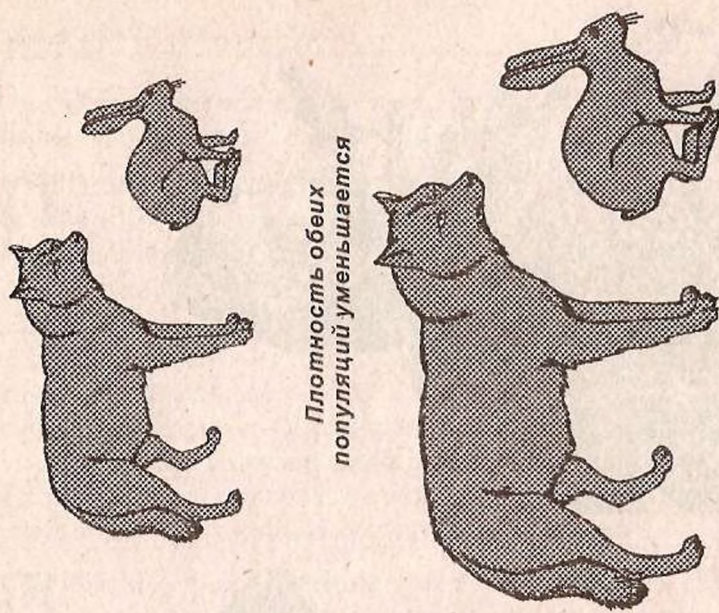
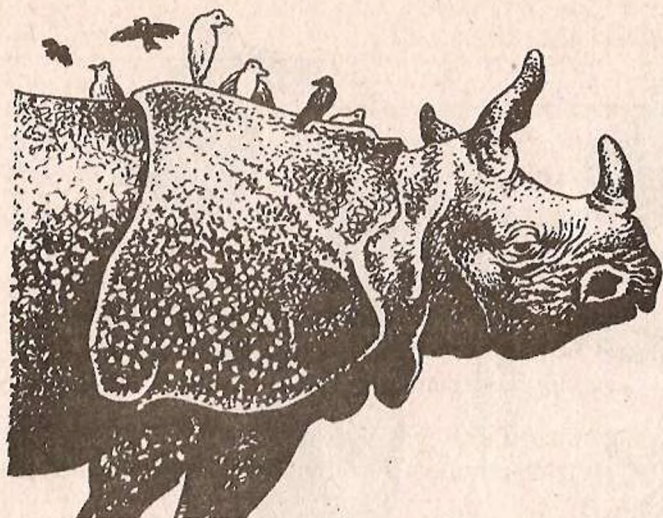


Рис. 19. Изменение численности популяций в зависимости от их плотности (соответствует величине фигур животных и их количеству)

а)



б)

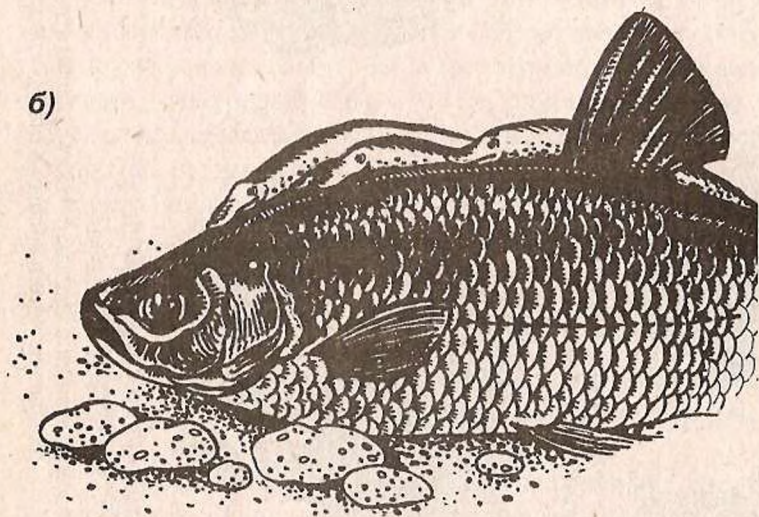


Рис. 20. Примеры мутуализма и паразитизма:
а) птицы, кормящиеся паразитами на коже носорога;
б) морские миноги присасываются к рыбам-хозяевам
и питаются их кровью

Внутривидовая конкуренция. Любой организм часть своей жизни входит в состав популяции, состоящей из особей того же вида.



Особи одного вида имеют сходные потребности, удовлетворение которых обеспечивает их выживание, рост и размножение.

Однако их суммарные потребности в каком-либо ресурсе могут в данный момент превышать его запас. В таком случае особи одного вида конкурируют за ресурс и, естественно, какая-то часть их его лишается. Последствия — гибель. Чем меньше ресурса, тем больше энергетические затраты на его поиск и тем выше вероятность погибнуть при сниженном рационе. У растений повышение плотности популяции уменьшает вклад каждой особи в следующее поколение (так как растения окажутся мелкими, неразвитыми и дадут мало семян), воздействуя на плодовитость и способность к выживанию.



Важно, что конкуренция может существовать только в ситуации, когда ресурс ограничен (например, кислород не ограничен и, значит, не создает конкуренции, а свет для листа растения ограничен, и в этом случае как раз характерно возникновение конкуренции).

Конкуренция бывает *эксплуатационной* (влияние организмов друг на друга опосредованно — через пищу, свет и т. п.) и *интерференционной* (непосредственное давление — нельзя ли занять местообитание другой особи и использовать имеющиеся там ресурсы). В этом случае сама территория получает статус ресурса. **Территориальность следует рассматривать как гибкий и тонкий поведенческий механизм, возникающий в связи с максимизацией чистого выигрыша, который приходится на долю каждого отдельного конкурента.**

Одним из характерных для внутривидовой конкуренции процессов является самоизреживание популяций. Это явление получило название «*закона самоизреживания*».

Межвидовая конкуренция. Сущность межвидовой конкуренции заключается в том, что у особей одного вида уменьшаются плодовитость, выживаемость или скорость роста в результате использования ресурса или интерференции со стороны особей другого вида. Влияние такой конкуренции на динамику численности популяции многообразно. Главным является

ся уже сформулированное правило — если ресурс ограничен, конкуренция обязательно возникает. Если он в избытке, то два вида, даже с очень сходными потребностями, конкурировать не будут. Межвидовая конкуренция также распадается на два типа: *интерференционный* и *эксплуатационный*. В случае эксплуатационной межвидовой конкуренции особи взаимодействуют друг с другом косвенно, реагируя на изменение количества ресурса, связанное с активностью конкурентов. Причем один вид может влиять на другой весьма слабо, а этот другой может и вовсе не оказывать влияния на первый. Это пример так называемой *асимметричной межвидовой конкуренции*. Взаимодействия, при которых один вид неблагоприятно влияет на другой, но этот другой не оказывает никакого влияния на первый, обычно называют *аменисализмом*. Если же осуществляется взаимное неблагоприятное влияние, такая межвидовая конкуренция называется *симметричным взаимодействием*. Установлено, что случаи асимметричного взаимодействия (в частности, у насекомых) встречаются в два раза чаще, чем симметричного.

При интерференции вида возникает физическое препятствие закреплению особи другого вида на ограниченном участке. Естественно, что последствия этого неодинаковы для обоих видов. Существует также *наземная и подземная конкуренция*.

Хищничество. Самое простое определение — это поедание одного организма (жертвы) другим организмом (хищником), причем жертва должна быть живой перед первым нападением на нее хищника. Таким образом, **хищничество** — это форма межвидовых связей, в основе которых лежат трофические связи.

Существует два основных способа классификации хищников — таксономический и функциональный. **Таксономическая классификация:** собственно хищники поедают животных, растительноядные поедают растения, а всеядные — и тех и других. Согласно **функциональной классификации** выделяют четыре основных типа хищников: истинные хищники, хищники с пастбищным типом питания, паразитоиды и паразиты (последние делятся на микропаразитов и макропаразитов).

Примером *истинных хищников* являются тигры, орлы, божьи коровки, грызуны, муравьи, киты (фильтрация планктона). Они убивают свою жертву и поедают — целиком или только ее часть.

Хищники с пастбищным типом питания съедают, как правило, только часть своей жертвы. Гибель жертвы как-бы растянута во времени. Это рогатый скот, овцы и другие травоядные позвоночные. Но к этому классу следует отнести также и мух, и пиявок.

Паразиты также поедают только часть своей жертвы («хозяина»). Нападение этого класса хищников редко за короткое время приводит к летальному исходу, но всегда приносит вред жертве. Как правило, паразиты нападают всего на одну или на очень немногие особи в течение своей жизни. Это ленточные черви, печеночная двуустка, вирус кори, туберкулезная палочка, а также значительное число растений и микроорганизмов, паразитирующих на растениях (омела белая, тля, гусеницы). В зависимости от продолжительности контакта паразитов с «хозяином» различают паразитизм временный — когда паразит не все время находится в организме «хозяина», например только во время питания (кровососущие двукрылые, некоторые клопы), и паразитизм стационарный — когда паразит находится в организме «хозяина» на протяжении основного периода своей жизни.

Паразиты — образец очень высокой степени приспособленности к жизни. Даже в отсутствие «хозяина» они могут сохраняться до 20 лет (чародей-трава). Другая их особенность — продуцирование большого количества семян, яиц и т. п., что обеспечивает им широкое распространение и выживание.

Паразитоиды — группа насекомых, выделенных на основе сходства в поведении взрослых самок при откладывании яиц и типа последующего развития личинки. Яйца откладываются в тело жертвы либо на его поверхности, иногда рядом с ним. Сначала «хозяину» наносится незначительный вред, но потом его почти полностью съедают, то есть «хозяин» гибнет, а из куколки появляется уже паразитоид. Подчеркнем, что этот класс хищников также не вызывает быстрой гибели. К ним относится 25% обитающих на земле видов (огромное число видов насекомых имеют по меньшей мере одного паразитоида, в том числе и сами паразитоиды).



Хищничество влияет на отдельные особи жертвы, на популяцию жертвы в целом и на особи самого хищника.

Результат деятельности истинных хищников — гибель жертвы. Результат деятельности растительноядных хищников — изменение общего уровня обмена веществ, относительной скорости роста корней и побегов, скорости воспроизводства, могут образовываться особые защитные вещества или ткани у жертв.

Таким образом, результат воздействия растительноядного организма может оказаться более значительным, чем кажется на первый взгляд.

Среди хищников имеются *монофаги* (питающиеся одним видом жертвы), *олигофаги* (питающиеся небольшим числом видов жертв) и *полифаги*, питающиеся многими видами, то есть монофаги и олигофаги — «специалисты», а полифаги — «универсалы».



Отмечается и положительное влияние хищничества (то есть мутуалистическое взаимодействие).

Об этом речь пойдет далее. Сейчас приведем только несколько примеров: поедание растительноядными хищниками репродуктивных органов (тканей) растений является выгодным и для этого животного, и для растения. Животные, которые питаются пыльцой и нектаром, являются опылителями; поедание плодов во многих случаях также положительно, так как приносит пользу и родителям (растениям), и семенам (плодам). А вот насекомые, питающиеся плодами, не играют положительной роли, так как не способствуют распространению семян. Также и гибель более слабых особей в популяции — явление положительное. В этом процессе негативную роль играет человек, уничтожающий более крупные особи.



В целом хищничество в этом случае приводит к компенсирующему ослаблению внутривидовой конкуренции.

Имеется предельное количество пищи, которое данная популяция консумента в состоянии съесть, то есть существуют предел вредного воздействия на популяцию жертвы и предел, до которого может увеличиваться численность популяции консумента (рис. 19).

В этой связи возникает вопрос об «экологии поведения» (добывание пищи является одним из видов поведения животных) — необходимость понять, как естественный отбор благоприятствует определенным типам поведения в определенных условиях (каким образом у организмов возни-

кают поведенческие адаптации к условиям обитания). Поведение хищника (индивидуальное) влияет как на динамику популяции самого хищника, так и его жертвы. Оно включает и такой прием, как *переключение*. Переключение подразумевает предпочтение пищи того типа, который представлен наиболее обильно. Оно определяется *предпочтением*, то есть изменением типа пищи. Существует теория оптимального добывания пищи, определяющая, как и каким путем хищник должен добывать пищу.

Известны бесспорные случаи хищничества, когда хищник оказывает значительное повреждающее воздействие на жертву. На этом основаны биологические методы борьбы с вредителями. Например, божья коровка родолия (*Rodolia Cardinalis*) стала известна благодаря тому, что фактически уничтожила австралийского желобчатого червеца, вредителя цитрусовых, в Калифорнии в конце 80-х годов прошлого столетия. Но и случаи, когда хищники не оказывают заметного влияния на динамику численности своих жертв, хотя пожирают до 95% их семян (утесник в Новой Зеландии не был уничтожен завезенным долгоносиком).



В некоторых случаях популяции хищника и жертвы, вероятно, связаны друг с другом через сопряженные колебания численности и тех и других.

Однако существует немало примеров, когда численности популяции хищника и жертвы колеблются вполне независимо друг от друга.

ВЫВОД

Таким образом, динамика популяций хищника и жертвы крайне сложна и задача эколога — понять закономерности изменений, происходящих в системе хищник — жертва, и объяснить различия между типами динамики. Обращаясь к среде, М. Бигон постоянно подчеркивает, что ее неоднородность ведет к повышению устойчивости и оказывает стабилизирующее влияние на численность.

Человек как хищник. Сбор урожая, рыболовство, охота. Из взаимодействий между популяциями особенно важны те, где мы сами выступаем в качестве хищников. Выделяют два главных типа таких взаимоотношений:

- 1) удаление популяции вредителя, так как она наносит вред той популяции, которую мы защищаем;
- 2) «сбор урожая» с популяции, при котором используется одна ее часть, а другая оставляется для воспроизводства.

Поскольку имеются так называемые «промышленные популяции», их эксплуатация должна быть разумной с биологической точки зрения. Однако в этот процесс нередко вмешиваются экономические факторы. Например, текущая прибыль может представляться более ценной, чем будущая, которой еще предстоит дожидаться.



Достичь равновесия можно только опираясь на **разумную стратегию промысла** — фиксированную квоту (постоянную скорость изъятия особей за данный период) и максимальное поддержание урожая (МПУ) — необходимый баланс между чрезмерным и недостаточным использованием (скорость изъятия должна быть согласована с таким снижением плотности популяции, при котором достигается максимум скорости пополнения).

Концепция МПУ занимает центральное место в теории и практике промысла. В ней есть свои позитивные и негативные моменты, но здесь мы не будем их рассматривать. Главное состоит в том, что грамотный промысел требует вмешательства специалистов-экологов.



Существует множество популяций, промысел которых научно или экологически необоснован (например, лов трески).

В некоторых случаях эксплуатация популяций ведется без всякого управления и контроля. Долговременные и кратковременные экологические цели нередко могут вступать в серьезные противоречия. Необходимо формирование фундаментальных экологических знаний, чтобы успешно разрешать эти противоречия.

Паразитизм и болезни. Паразит, как уже было показано, — это организм, который получает необходимые питательные вещества от одного или очень небольшого числа организмов-«хозяев», принося им обычно вред, но не вызывая немедленной гибели. В определениях паразитизма ключевым моментом, как правило, является зависимость паразита от «хозяина» и тесная связь паразит — «хозяин». О вреде для «хозяина» упоминается не всегда. Но если «хозяин» действительно не получает пользы и не ощущает вреда, то такие отношения следует считать *комменсализмом* (квартиранством). Комменсал получает пользу, а «хозяин» от этого практически не выигрывает, но и не страдает.

«Вред» оценивается по снижению врожденной скорости популяционного роста хозяина и/или его численности (рис. 20).

Паразиты и патогены (болезнетворные агенты) являются крайне важной группой организмов. Урон, наносимый ими, с точки зрения человеческих страданий и экономических потерь, может оказаться неисчислимым, так как скопления людей и домашних животных — благоприятная обстановка для паразитов и патогенов.

Свободноживущие организмы, не пораженные хотя бы немногими особями паразитических видов, — большая редкость. Половина видов и гораздо больше половины общего числа всех особей на Земле — паразиты или возбудители болезней, причем большинство бактерий и вирусов еще не описаны.

Паразиты отличаются чрезвычайным разнообразием — существуют фито- и зоопаразиты, которые в свою очередь имеют микро- и макропаразитов.

Микропаразиты размножаются внутри тела «хозяина» (даже внутри его клеток).

Макропаразиты растут в теле «хозяина», но при размножении образуют особые инвазионные стадии, покидающие его, чтобы заселить новых «хозяев».

Передача микро- и макропаразитов осуществляется непосредственно, с помощью переносчика (муха цеце, малярийные комары) или методом «поджидания» подходящего «хозяина» (паразит про-

должительное время находится в покоящейся стадии). У макропаразитов может существовать промежуточный «хозяин». Среди непосредственно передающихся макропаразитов особое место занимают некоторые цветковые растения. Это так называемые **голопаразиты** и **полупаразиты**. Голопаразиты не имеют хлорофилла и полностью зависят от растения-«хозяина», так как получают от него воду, минеральные и органические вещества. Полупаразиты способны к фотосинтезу, но при этом связаны с корнями или стеблями других видов и получают от них большую часть воды (или все ее количество) и минеральное питание. Корневая система у полупаразитов развита слабо или вовсе отсутствует. Присутствие на ветвях полупаразитов замедляет рост «хозяина» (примером полупаразита является омела). Наблюдается снижение плотности популяции «хозяина» под влиянием паразитов.

Изучением развития заболеваний в популяции «хозяина» данного возбудителя занимается эпидемиология — одна из наиболее развитых областей экологии.

Для предотвращения передачи паразитов в сельском и лесном хозяйстве в качестве профилактики используются посадки смешанных культур разных видов или разных генотипов одного вида. В медицинской практике — вакцинация.

Существуют **эктопаразиты**, которые питаются телом «хозяина», находясь на его поверхности (блохи, вши, клещи, сосальщики и даже некоторые грибы, вызывающие настоящую и ложную мучнистую росу). Эктопаразиты, как и их «хозяева», в некоторой степени испытывают влияние внешней среды — они слабо защищены от холода, высыхания. Паразиты некоторой промежуточной группы обитают в полостях тела «хозяина», например, глисты. И, наконец, многие паразиты проникают непосредственно в клетки. Микропаразиты часто бывают полностью внутриклеточными. Таким образом, каждый организм представляет собой неоднородную среду для паразитов, образует совокупность потенциальных местообитаний. По реакции «хозяев» на паразитов последних делят на две категории: **некротрофные** и **биотрофные** паразиты.

Некротрофы — убивающие «хозяина» и способные заселять его мертвые ткани. Биотрофы — убивающие «хозяина», но не способные заселять его мертвые ткани. Для биотрофов гибель «хозяина» означает конец активной фазы жизненного цикла, поскольку мертвый организм не может использоваться ими как среда обитания. Это вши, блохи, паразитические черви, ржавчина.

Паразиты снижают плотность популяции «хозяев», причем сильнее всего при низкой и умеренной патогенности. Поэтому использовать паразитов для борьбы с вредителями следует крайне осторожно.

Редуценты и детритофаги. Редуценты (бактерии и грибы) и детритофаги (животные, потребляющие мертвый материал) не контролируют скорость, с которой их ресурсы становятся доступными или возобновляются. Они полностью зависят от скорости, с которой какой-либо другой фактор (старение, болезнь, межвидовая борьба, затенение листьев деревьями) высвобождает ресурс, обеспечивающий их жизнедеятельность. В этом основное отличие редуцентов и детритофагов от хищников и паразитов, которые непосредственно влияют на скорость продуцирования своих пищевых ресурсов и нарушают способность ресурса воспроизводить самого себя.

Редуценты и детритофаги участвуют в процессах превращения вещества и энергии. Любая молекула питательного вещества может последовательно фиксироваться и минерализоваться в повторяющихся циклических перемещениях вещества. Существенными для понимания этих процессов являются следующие основные понятия.

Разложение — постепенное разрушение мертвого органического материала, которое осуществляется с помощью физических факторов и биологических агентов. Разложение включает в себя высвобождение энергии и минерализацию химических веществ.

Фиксация — включение неорганических биогенных элементов в состав органического вещества. Фиксация в первую очередь происходит в процессе роста зеленых растений.

Минерализация химических веществ — превращение веществ из органической в неорганическую форму.

Ресурсами для детритофагов и редуцентов служат не только тела погибших животных и растений. Например, унитарные организмы сбрасывают отмершие части тела: членистоногие — личиночные покровы, змеи — старую кожу, другие позвоночные — кожу, волосы, перья, рога и т. д. Они и служат пищей (ресурсом) для организмов, специализирующихся на их потреблении. У модулярных организмов это выражено еще ярче — сезонное образование подстилки в лесу является наиболее эффективным из всех процессов образования ресурсов питания для редуцентов и детритофагов, но продуценты при этом не гибнут. Кроме того, у высших растений постоянно слущиваются клетки с корневых чехликов, а клетки коры корня отмирают по мере прорастания корней сквозь почву. Этот источник органического вещества формирует чрезвычайно богатую пищевыми ресурсами *ризосферу* (по Н. Ф. Реймерсу, это почва, окружающая корни растений и отличающаяся значительной биологической активностью из-за физико-химического и биологического воздействия на нее растительности). Поскольку ткани растений неплотные, то растворимые сахара и азотистые соединения являются доступными на поверхности листьев, обеспечивая образование филлосферы. По Н. Ф. Реймерсу, *филлосфера* — воздушное или водное пространство, испытывающее значительное влияние находящихся в нем растений (их листьев, плодов, стеблей и т. д.), которые поддерживают рост бактерий и грибов.

Еще один ресурс для редуцентов и детритофагов — экскременты. Они состоят из мертвого органического материала и по своему химическому составу сходны с пищей, потребляемой животными, выделившими экскременты.

Споры бактерий и грибов первыми получают доступ к мертвым организмам. Они разлагают сахар, но, кроме сахара, имеются другие вещества, которые более устойчивы к воздействию организмов, поэтому процесс их расщепления является более медленным и в него вовлекаются микроорганизмы, специализирующиеся на целлюлозе и лигнинах и разрушающие более сложные белки, суберины (пробку) и кутикулу. Грибы, разлагающие древесину, делят на две основные категории специализированных редуцентов: бурая гниль, разрушающая целлю-

лозу и оставляющая лигнин, и белая гниль, разрушающая и целлюлозу, и лигнин. Таким образом, организмы, способные воздействовать на все более устойчивые соединения, образуют естественную последовательность от простых грибов до все более совершенных, то есть полное разложение мертвого вещества осуществляется комплексом редуцентов.

К детритофагам относятся и дождевые черви. Эти животные в основном ответственны за первоначальное размельчение растительных остатков. Благодаря своей активности они могут вызывать заметное перераспределение детрита и тем самым непосредственно участвовать в формировании структуры почвы. Ч. Дарвин (1888) показал, что дождевые черви на некоторых пастбищах за 30 лет в состоянии сформировать новый слой почвы толщиной 18 см, вынося в год на поверхность около 50 т экскрементов на 1 га. В Нигерии были зарегистрированы еще более высокие показатели — 170 т/га в течение 2—6 месяцев сезона дождей. Там, где дождевые черви многочисленны, они зарывают опад, перемешивая его с почвой, и делают его доступным для других редуцентов и детритофагов.

Детритофаги многочисленны. Так на 1 м² почвы в лесах умеренной зоны можно обнаружить 1000 видов животных, при этом численность особей отдельных видов может достигать тысяч и даже миллионов. По направлению к более засушливым тропикам ряд животных замещается термитами.



Разложение мертвого органического вещества представляет собой не просто сумму процессов жизнедеятельности микроорганизмов и детритофагов. Оно в значительной степени определяется взаимодействием между ними.

Главным результатом работы микроорганизмов является накопление двуокиси углерода и минерализация (фосфор, азот) остального вещества, а также накопление побочных продуктов, в том числе целлюлозы грибами и полисахаридов бактериями, которые сами могут разлагаться и участвовать в поддержании структуры почвы.

По составу и активности сообщества редуцентов столь же или даже более разнообразны, чем любые другие организмы. Они имеют специфические особенности и потребности в ресурсах и условиях среды и са-

ми изменяют ресурсы и условия для других организмов. Редуценты и детритофаги не в состоянии полностью использовать свои ресурсы. Именно благодаря тому, что редуценты не в состоянии быстро и эффективно разрушать древесину, оказывается возможным существование лесов. Та же неэффективность разложения приводит к образованию торфа, угля и нефти.

Мутуализм. Это понятие подразумевает взаимодействия между парами видов, приносящие обоюдную пользу, то есть в популяции каждого из этих видов (мутуалистов) особи растут и/или выживают, и/или размножаются с большим успехом в присутствии особей другого вида. Эти взаимодействия могут быть весьма различными. Например, один вид получает от другого пищу, а другой — защиту от врагов. Но речь не идет о дружеской взаимопомощи. Здесь действует своего рода «эгоизм», и обоюдно выгодные отношения возникают только потому, что получаемая польза перевешивает требуемые затраты. Явление мутуализма распространено очень широко. Именно от него зависит образование значительной доли биомассы планеты (рис. 20а).

Мутуализм требует сложных поведенческих связей. Примерами мутуализма, включающего поведенческие взаимосвязи, являются африканская птица медоуказчик, которая замечательным образом связана с млекопитающим — капским медоедом. Птица разыскивает пчелиные гнезда, а медоед вскрывает их. Креветки роют норы, а бычки используют их как убежища. В то же время креветки, обладающие слабым зрением, покидая нору, с помощью антенн поддерживают контакт с бычком в норе, получая информацию о любых изменениях в обстановке. Рыбы-чистильщики, которых существует 45 видов, поедают эктопаразитов, бактерий и отмершие ткани с поверхности тела «клиента». Еще одно мутуалистическое взаимодействие — муравьи и акация в Центральной Америке. В полых шишах этого растения муравьи строят гнезда, используя в пищу образующиеся на концах листьев «тельца Белта», и соответственно защищают акацию от конкурентов, активно «подстригая» чужие побеги, проникающие в крону дерева, охраняют растение от фито-

фагов. Жуки-короеды разводят грибы в прокладываемых ими глубоких ходах в мертвой или отмирающей древесине. На головах этих насекомых существуют специальные щетки из волосков для сбора спор грибов, предназначенных для последующего посева. Муравьи также разводят грибы. Готовая к размножению самка, покидая старую колонию, чтобы основать новую, заполняет «посевным материалом» гриба особый карман в своей глотке.

Широко развит мутуализм при опылении. «Вознаграждение за труд» — получение нектара или пыльцы. Существует мутуализм с участием организмов, населяющих пищеварительный тракт растительноядных животных. Бактерии здесь играют огромную роль в переваривании пищи (расщеплении клетчатки). Без простейших в кишечнике термитов переварить древесину последним было бы невозможно.

Фиксация азота — важнейший экологический процесс, поскольку этот биогенный элемент в доступной форме часто является лимитирующим фактором. А у большинства растений и животных отсутствует способность усваивать атмосферный или молекулярный азот. Это одна из загадок эволюции. Азот может связывать (фиксировать) только небольшая группа прокариот: некоторые бактерии, актиномицеты и сине-зеленые водоросли. Наиболее изучен симбиоз клубеньковых бактерий с бобовыми, представляющий пример мутуалистической фиксации азота.



Мутуалисты существенно отличаются от паразитов и свободноживущих сородичей:

1. Жизненный цикл специализированных мутуалистов чрезвычайно прост.
2. Половое размножение у эндосимбиотических мутуалистов подавлено.
3. Отсутствует выраженная стадия расселения, а если она есть, то расселение осуществляется парой (молодая самка муравьев, уходя из старой колонии, берет с собой инокулят грибов).
4. При мутуализме не бывает эпидемий, свойственных паразитизму.
5. Число эндосимбионтов, приходящихся на одного «хозяина», удивительно постоянно;

6. Строгая специализация по «хозяевам» не является правилом, то есть пары связаны с несколькими, иногда многими другими видами.

Точка зрения, согласно которой группы из двух или большего числа видов проявляют тенденцию к объединению во взаимовыгодные ассоциации, подкрепляется тем, что данный процесс приводит к образованию своего рода сверхорганизмов.

ВЫВОД

Таким образом, взаимодействие организмов может быть полезно или вредно. Негативные взаимодействия, как было показано, проявляются в виде хищничества, конкуренции, антагонизма; положительные — в форме комменсализма, симбиоза и т. д. Но в каждой негативной форме есть отдельные полезные моменты и, наоборот, полезные взаимодействия нередко имеют негативные аспекты.

Благодаря такому сложному взаимодействию устанавливается динамическое равновесие между средой и организмом. Ответственными за состояние динамического равновесия являются саморегулирующиеся процессы, в основе которых лежит взаимодействие организмов.

Вспомогательный словарь

Антагонизм — взаимодействие между двумя организмами, в результате которого тормозится развитие одного из них.

Симбиоз — форма продолжительного сосуществования организмов разных видов, при котором оба организма (симбионта) получают от этого определенную пользу. В зависимости от условий среды симбиоз может приобретать характер комменсализма или антагонизма.

Синийкия (квартирантство) — тип взаимодействия между двумя организмами, когда один из них получает пользу, не принося вреда дру-

гому. При этом непосредственных трофических взаимодействий между организмами, как правило, не возникает.

Эпойкия — проживание мелких организмов на теле больших. Например, усоногий рак живет на теле китов, а также на панцирях крабов. Некоторые исследователи считают эпойкию разновидностью синойки.

Энтойкия — жизнь мелких организмов в среде небольших. Например, рыба фиерасфер обитает в полостях голотурий (разновидность синойки).

Проблемная лекция 6 по модулю 3 «Основы традиционной экологии»

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ КАК ОДИН ИЗ ВАЖНЕЙШИХ АСПЕКТОВ ТРАДИЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ



Задача раздела заключается в раскрытии законов и закономерностей индивидуального развития организма, в нахождении как сходных этапов развития, так и различий.

Каждый организм, независимо от продолжительности жизни, размеров, роста и других особенностей, проходит определенные циклы развития, и проблема состоит в том, чтобы уметь четко определить каждое состояние и предвидеть последующие.




Другая проблема состоит в поиске путей количественного определения отдельных характеристик жизненного цикла, то есть перехода от качественной к количественным оценкам.

Жизненный цикл — это строго определенный путь, своеобразное русло, наполненное особым потоком веществ жизни, энергии, информации. Течение этой реки определяется той конкретной средой, в которой находится ее русло. Чем шире это русло, тем увереннее река прокладывает путь. И тем не менее, особенности среды одинаково действуют и на большие, и на малые творения природы.


Это и необходимо уяснить и использовать в практической деятельности. Только творческий поиск может помочь установить зависимость одних фактов от других и сделать шаг к созданию экологического эквивалента Периодической системы элементов.

Главная закономерность жизненного цикла состоит в том, что «жизненный цикл организма часто отражает условия среды его обитания и взаимодействия со многими другими организмами» (М. Бигон, 1990).

Интересно, что М. Бигон во введении ко второму тому своего фундаментального труда дает следующее определение экологии: «Экологию правильнее понимать как многомерную совокупность тем, разветвляющихся во всех направлениях». Подобным образом тема «Жизненный цикл», являющаяся одной из важнейших в экологии, дает начало множеству научных направлений.

 Дело в том, что не существует какого-либо «характерного» этапа в онтогенезе организма, по которому можно было бы судить о всем разнообразии живого.

Что определяет жизненный цикл? В него входят особенности роста, дифференцирования, накопления запасов и размножения в разные периоды онтогенеза. У разных видов неодинаковы продолжительность физического роста и дифференцирования, предшествующие размножению. Размножение не может быть одно- или многократным, более или менее совпадающим с окончанием роста или идущим одновременно с увеличением размеров особи.

 Попытки объяснения сходства или различия жизненных циклов — один из важнейших аспектов традиционной экологии.

Принципиальное отличие изучения типов жизненных циклов заключается в том, что оно связано прежде всего с относительными, а не с абсолютными величинами, то есть с возможностью объяснить, почему, например, яйца одного вида крупнее яиц другого или почему половая зрелость наступает быстрее или медленнее. Когда мы говорим, что слон велик, то имеем в виду, что он значительно крупнее других животных, если же это утверждение дополнить сведениями, что тот же слон выпивает за сутки

230 л воды, тогда как человек всего 1,5 л, то станет еще яснее его величина. Таким образом, исследование жизненных циклов тесно связано с применением таких понятий, как «больше», «дольше», «крупнее» и т. п.

Необходимость изучения жизненных циклов диктуется потребностью выявить хотя бы в общих чертах некие повторяющиеся закономерности в том, как организмы проживают свои жизни. Это своего рода попытка создать экологический эквивалент Периодической системы элементов (T.Soutwood, 1977). М. Бигон утверждает, что экологов ждет то же, что химиков XVIII в., когда «каждый факт должен был открываться и запоминаться независимо от других». Именно поэтому крайне необходимо зафиксировать наличие или отсутствие повторяющихся закономерностей.

Компонентами жизненных циклов являются размеры особи, скорость роста и развития, характер размножения, признаки соматических тканей организма.

Размеры — наиболее очевидная характеристика жизненного цикла организма. Крупный размер может повысить конкурентоспособность, особь лучше сохраняет постоянный уровень функционирования при колебаниях параметров среды. С этим связана выживаемость крупных организмов. Вместе с тем крупные размеры — это и возрастание опасности (буря быстрее уничтожит крупное дерево).

Скорости роста и развития. Рост и развитие происходят одновременно. Однако это два совершенно отдельных процесса. Одной и той же стадии онтогенеза может соответствовать широкий диапазон размеров, а экземпляры одинакового размера могут заметно различаться по уровню развития.

Размножение. Организмы могут производить потомство либо за один-единственный акт размножения (моноцикличность), либо в течение нескольких независимых актов (полицикличность), сохраняя способность к последующему размножению. Плодовитость тем больше, чем больше число этих актов. Численность успешного потомства данной особи во многих случаях повышается с увеличением размеров производимых организмов.

Но размножение не единственный компонент жизненного цикла. Важное значение может принадлежать и **признакам соматических тканей организма**. С ними связаны такие вопросы, как забота о потом-

стве, продолжительность жизни, расселение, запасание ресурсов, пищеводобывательная и защитная активность.

С жизненным циклом неразрывно связано понятие «репродуктивной ценности». Это словесная характеристика, с помощью которой характеризуется множество признаков разнообразных жизненных циклов, отражая при этом ход эволюции.

Репродуктивная ценность — мера совместного действия плодовитости и выживаемости, одновременно учитывающая относительный (а не абсолютный) вклад каждого организма в будущее популяции.

Реальный жизненный цикл — это компромиссное расходование ресурсов. Необходимо расходовать свои ресурсы и на размножение, и на выживание, заботиться о ресурсах потомства и т. д.

Важное значение в жизненном цикле имеет местообитание организма.

Местообитания и их классификация. Организм формируется под непосредственным влиянием местообитания. Местообитания во времени могут быть неизменными, сезонными, непредсказуемыми или эфемерными; в пространстве — непрерывными, пятнистыми или изолированными.

Численность. Английское слово «*abundance*» (букв. «обилие») переводится и как численность. На численность влияет множество факторов, оказывающих комплексное воздействие. Это и физико-химические условия, и обеспеченность ресурсами, и влияние конкурентов, хищников, паразитов и т. п. Численность определяется путем учета, коррелируя полученные данные с факторами окружающей среды. Обилие теснейшим образом связано с внутрипопуляционной неоднородностью, эмиграцией и иммиграцией. Все популяции непрерывно изменяются: новые организмы рождаются или прибывают как иммигранты, а старые гибнут или эмигрируют.



Одно из основных свойств популяционной динамики — это сочетание изменений с относительной стабильностью.

Теория численности видов опирается на четкое различение факторов, определяющих и регулирующих плотность популяции. Регули-

рование означает наличие у популяции тенденции к снижению численности при превышении определенного уровня и к увеличению ее, когда этот уровень не достигнут. Считается, что регулирование популяции может быть только результатом одного или более зависящих от плотности процессов, влияющих на рождаемость (и/или иммиграцию) и/или смертность (и/или эмиграцию).



Существуют популяционные циклы — регулярная цикличность в изменении численности животных.

Цикличность может быть связана с периодическими колебаниями параметров среды и с внутривидовыми демографическими процессами. Существуют циклы и квазициклы (тенденция к циклической изменчивости). К сожалению, нет ни одной теории, удовлетворительно объясняющей это явление.



При установлении зависимости численности от расселения следует учитывать, что расселение — главное событие, определяющее размер популяции.

Когда учет производится только внутри местообитания популяции, это явление обычно полностью упускают из виду. Необходимо выработать такие методы, которые принимали бы в расчет и расселение. Даже у прикрепленных организмов, не имеющих возможности расселяться во взрослом состоянии, как правило, имеются трудно контролируемые расселительные стадии.

Распространенность вида необходимо отделять от интенсивности его присутствия (степени концентрации его популяций). Определение распространенности требует учета также числа и размеров видов всего ареала.

Существуют **обычные и редкие виды**. Международный союз охраны природы и природных ресурсов (МСОП) публикует в Красных книгах описания видов, редких в глобальном масштабе, которым грозит полное исчезновение.

Причиной редкости являются следующие факторы:

1. Если пригодные для данного вида участки редко встречаются или малы по площади.

2. Пригодность местообитания слишком непродолжительна.
3. Влияние конкурентности (сильного воздействия хищников или паразитов).
4. Недостаток важных ресурсов — пищи, убежищ.
5. Недостаточная наследственная изменчивость представителей вида сужает диапазон пригодных для него местообитаний.
6. Недостаточная фенотипическая пластичность его представителей также сужает диапазон пригодных местообитаний.
7. Конкуренты, хищники, паразиты и т. п. удерживают плотность популяций ниже уровня, обеспечиваемого доступными ресурсами.

Изменения в обилии или редкости видов нередко создают проблемы, особенно когда повышение обилия вида чревато его превращением в сорняк или вредителя, а также когда падение численности грозит ему вымиранием (в этом случае на него распространяются природоохранные мероприятия). Некоторые из этих проблем, похоже, порождены ностальгией по былой природе, другие имеют под собой реальную основу. В конце концов есть основания надеяться, что экология достигнет такого уровня, что мы сумеем не только понять, чем определяются обилие и редкость, но и как управлять ими.

Вспомогательный словарь

Гомеостаз (от греч. *гомео* — «неизменный» и *стасис* — «положение») — способность экосистем сохранять динамическое равновесие. Обеспечивает относительную динамическую устойчивость внутренней среды организма и стабильность его основных физиологических функций.

Соматический (от греч. *соматос* — «тело») — то, что относится к телу; соматические клетки — все клетки организма, кроме половых.

Проблемная лекция 7 по модулю 3 «Основаы традиционной экологии»

СООБЩЕСТВА



Главная проблема этого раздела модуля заключается в том, что прежде всего необходимо определиться — существуют ли вообще сообщества как структурные единицы.

Нередко ученые их не признают и в лучшем случае считают синонимом биоценоза. С их точки зрения, сообщества растений — это не что иное, как фитоценозы, сообщества животных — зооценозы, сообщества микроорганизмов — бактериоценозы. По Р. Уиттекеру (1980), сообщество — это «система взаимодействующих, дифференцированных по экологическим нишам, часто конкурирующих друг с другом видов. Виды, входящие в состав одного и того же сообщества, эволюционировали в направлении дифференциации экологических ниш».

По И. И. Дедю (1990), *сообщества* — это ассоциации (системы) взаимодействующих популяций животных, растений и микроорганизмов, обычно определяющиеся характером их взаимодействия или местом, где они обитают. Сторонники экосистемного подхода часто даже не упоминают это понятие. Таким образом, необходимо определить границы самого понятия.

Творческий анализ материала раздела дает возможность убедиться в необходимости продолжения ряда «особи — популяции — ...». Достаточно ли рассматривать взаимодействия организмов только на уровне одного вида, то есть популяции, или необходимо еще знать и взаимодействия на уровне популяций?



Другая проблема — взаимоотношения между экосистемой и сообществами.

Одни исследователи считают, что разделение экосистемы и сообщества является плодотворным, другие — что их изучение как отдельных объектов является ошибкой. Материал, который изложен в этой

лекции, а также дополнительная литература помогут сориентироваться в кругу перечисленных проблем.



Свойства сообществ складываются из суммы свойств входящих в них организмов и взаимодействий последних.

Вместе с тем это нечто большее, чем сумма частей, так как сообщества способны обладать эмерджентными свойствами, отсутствующими у образующих его отдельных популяций.

Сообщество — это некая единица живой природы, которую, используя антропоцентрический подход, можно охарактеризовать в соответствии с признаками, представляющими для нас интерес. Сообщество можно рассматривать как совокупность популяций разных видов, сосуществующих в пространстве и времени. Это означает, что сообщества — объект изучения синэкологии. Эмерджентность в биологических сообществах — это видовое разнообразие, пределы сходства конкурирующих видов, структура пищевой сети, биомасса и продуктивность сообщества, равно как эмерджентные свойства пирога — консистенция и аромат, которые трудно вывести, основываясь на анализе его ингредиентов (М. Бигон и соавт., 1989).



Главная цель экологии сообществ — установить, соответствуют ли эмерджентные свойства повторяющимся структурам даже в том случае, когда сообщества резко различаются по видовому составу.

Следует различать сообщество и экосистему (это биологическое сообщество вместе с его физической средой обитания). Но рассматривать их как отдельные объекты — ошибка, так как ни особь, ни популяцию, ни сообщество в отрыве от среды обитания изучать нельзя. Тем не менее М. Бигон, в отличие от авторов других учебников, предпочитает говорить об экосистеме, а не о сообществе.

Видовое богатство сообщества. Один из способов охарактеризовать сообщество — просто пересчитать входящие в него виды или составить их перечень. Но это трудно исполнить по целому ряду причин (таксономического порядка, наличие возможности проанализировать лишь небольшую выборку организмов и т. д.). Существует целый ряд способов, позволяющих описать сообщества с учетом биомассы или продукции разных видов на единицу площади.

Однако упомянутый выше способ подсчета входящих в сообщество видов игнорирует такой важный параметр, как количественные отношения между ними. Теряется информация о редкости одних и общности других. Наиболее простой параметр сообщества, учитывающий как число видов, так и соотношение их обилия, — **индекс разнообразия Симпсона**. Его рассчитывают, определяя для каждого вида долю его особей или биомассы в общей численности или биомассе выборки. Часто применяется и другой индекс разнообразия — **индекс Шеннона**, также учитывающий долю i -го вида в суммарной численности.

Состав и разнообразие — только два из множества возможных параметров, необходимых для описания сообщества. Альтернативой им (не лучшей, но отражающей иной подход) является характеристика сообщества с точки зрения урожая на корню, скорости образования биомассы растениями, ее использования и превращения гетеротрофными организмами. Как правило, в этом случае описывают пищевую сеть, определяют биомассу на каждом трофическом уровне, а также потоки энергии и вещества из среды, протекающие через живые организмы и снова возвращающиеся в окружающую среду. Такой подход позволяет (по крайней мере теоретически) выявить общие особенности сообществ, абсолютно различных по таксономическому составу.

Пространственное распределение сообществ. Сообщества с резкими границами — крайне редкое исключение. Обычно эти границы размыты, поэтому экологу полезнее, считает М. Бигон, изучать пути взаимопроникновения сообществ, а не искать картографические границы между ними.



Повсеместно наблюдается значительное перекрытие зон распространения отдельных видов.

Это явление встречается практически всегда при использовании так называемого градиентного анализа. **Градиентный анализ** (по К. Сытнику и соавт., 1994) — исследование путей изменения биологических сообществ по распознаваемым градиентам окружающей среды. Изменения градиентов происходят постепенно на протяжении об-

ширных географических районов, без резких физических границ, по которым могли бы разделяться области распространения вида в результате градиентного анализа.



Основным недостатком градиентного анализа как метода выявления структуры сообщества М. Бигон считает то, что почти всегда выбор градиента субъективен (он зависит от его важности для организма нередко только с точки зрения исследователя).

Для устранения субъективности при описании сообществ разработаны **формальные статистические методы**. Они позволяют группировать данные независимо от мнения исследователя о сочетаемости видов или о переменных среды, наиболее тесно коррелирующих с их распределением. Один из таких методов — **ординация**. Это математическая обработка данных, позволяющая расположить точки на графике таким образом, что те из них, которые соответствуют наиболее сходным по составу и соотношению численности видам, окажутся ближе всего друг к другу, а заметно различающиеся будут дальше отстоять друг от друга. По Н.Ф. Реймерсу (1990), это метод анализа, заключающийся в распределении видов или сообществ по ряду изменения какого-нибудь одного или нескольких коррелирующих факторов (например, изменение видового состава растительности и обилия особей каждого вида с увеличением засоления почв).

Ординация позволяет установить, что при заданном сочетании условий среды возникает определенная ассоциация видов.

Классификация, в противоположность ординации, исходит из допущения, что сообщества соответствуют относительно дискретным объектам. При этом подходе с помощью процесса, концептуально сходного с таксономической классификацией, выделяются группы родственных сообществ. Сходные организмы объединяются в виды, сходные виды объединяются в роды и т. д.

Единая точка зрения на природу сообщества еще не сложилась окончательно. Так, Ф. Клементс (1916) считал сообщество своего рода сверхорганизмом, в котором виды — компоненты, прочно связанные друг с другом в настоящем и прошлом. Индивидуалистическая концепция рассматривала связь между видами просто как результат сходства потребностей и устойчивости (а отчасти и случайности). Современные

взгляды, по мнению М. Бигона, близки к взглядам сторонников индивидуалистического подхода.

И все же сообщество — не сверхорганизм, а скорее уровень организации. Можно с большой долей уверенности предсказать ассоциации видов в определенном месте. Но определенный вид может присутствовать и в другом месте при иных условиях среды. Это обусловлено устойчивостью организмов в конкретном диапазоне условий.



Таким образом, четкие границы (за исключением случаев резкой смены условий на границе вода — суша и др.) между сообществами невозможны.

Отсюда вытекает и определение понятия «*экология сообществ*» — это изучение особого уровня организации живого, а не дискретных пространственно-временных единиц.

Крупномасштабными пространственными структурами сообществ являются биомы.

Биомы — структуры, характерные для обширных климатических зон.

Существуют следующие биомы суши: тундра, северные хвойные леса (тайга), биом лесов умеренной зоны, дождевой тропический лес, сезонный тропический лес, степь умеренной зоны (синонимы — прерия, пампа, вельд, чапарраль), области со средиземноморским климатом, пустыни. Это наземные биомы, к которым следует добавить пресноводный и морской.

Сукцессия — это временной аспект структуры сообществ. Последовательность появления и исчезновения видов требует, чтобы и сами условия, ресурсы и/или влияние других видов изменялись с течением времени. Относительное обилие ряда организмов в сообществе меняется в течение года по мере того, как особи завершают свои жизненные циклы от сезона к сезону.

Процесс сукцессии — несезонная направленная и непрерывная последовательность появления и исчезновения популяций разных видов в некоем местообитании.

Это общее определение охватывает широкий диапазон сукцессионных изменений, сильно отличающихся как временными масштабами, так и механизмами протекания. Существует *деградационная сукцессия* — один

из типов последовательных смен видов. Скорость деградационной сукцессии значительна — от нескольких месяцев до нескольких лет. Любая мертвая органика, будь то погибшее животное или растение, сброшенная кожа или помет, используется микроорганизмами или животными-детритофагами. Редуценты появляются и исчезают поочередно по мере истощения органического вещества в ходе разложения. Эта сукцессия завершается полным потреблением и минерализацией определенного ресурса.

Аллогенная сукцессия обусловлена внешними геофизико-химическими обстоятельствами, то есть аллогенная сукцессия определяется изменяющимися условиями среды. Например, в результате изменения скорости процесса накопления осадков (заиление эстуария реки Фал на полуострове Корнуолл в Англии) за последнее столетие произошло смещение соленого болота на 800 м в сторону моря, при этом пойменный лес «не отстал» от него, переместившись вслед за болотом.

Автогенная сукцессия (автогенез — эволюция в результате действия внутренних факторов). Существуют первичные и вторичные сукцессии. Сукцессии на заново осваиваемых территориях в отсутствие постепенного изменения абиотических факторов называются автогенными. Если заселяемый участок ранее подвергался воздействию какого-либо сообщества, говорят о первичной сукцессии. Когда растительность какой-либо местности частично или полностью уничтожена, но хорошо развитая почва, семена и споры остаются, последующая смена видового состава носит название вторичной сукцессии. К ней может привести и локальное уничтожение леса болезнями, ураганом, пожаром или вырубкой (рис. 21).



Одна из основных движущих сил сукцессии — изменение почвы первыми колонистами.

Некоторые виды-пионеры до такой степени влияют на среду обитания, что в сукцессию могут вовлекаться другие виды, конкурентно вытесняющие своих предшественников. В свою очередь организмы, появляющиеся первыми, способны истощить ресурсы и заставить голодать появляющихся позднее.

Концепция климакса. Климакс — заключительная фаза биогеоценотической сукцессии, находящаяся в наиболее полном единстве с биотопом или только с климатом данной местности (климатический

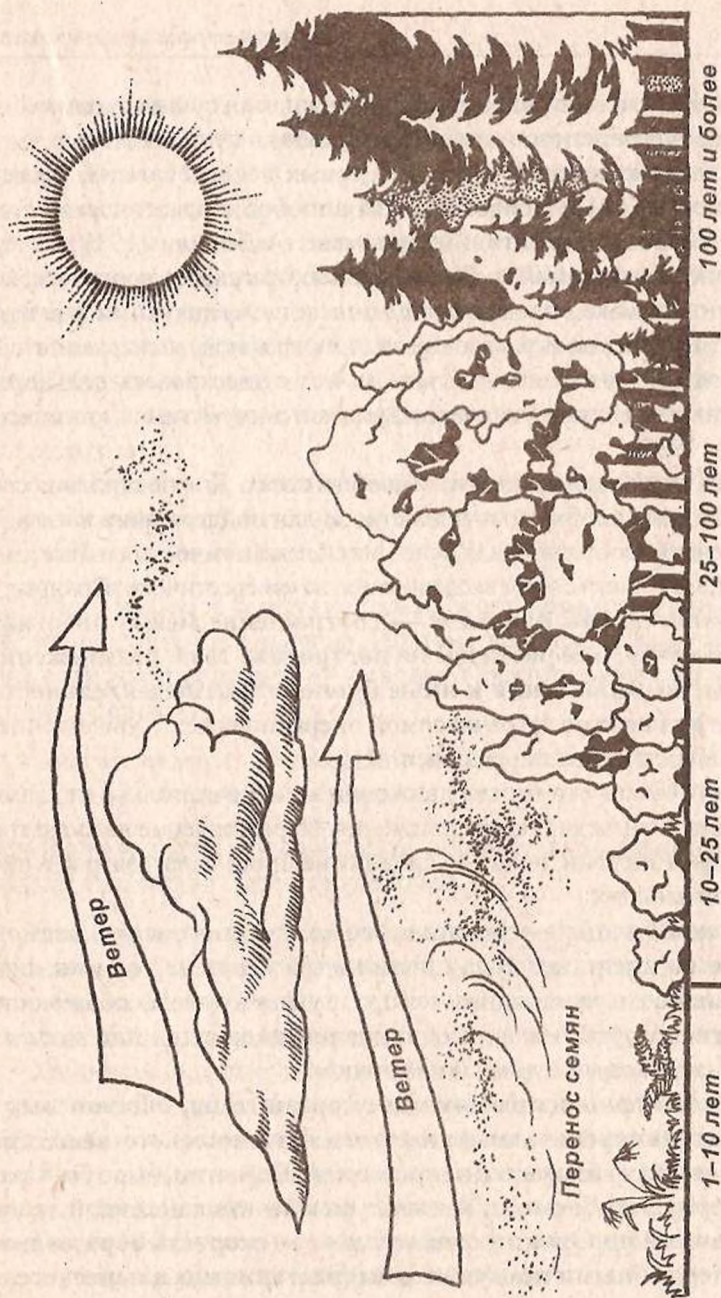


Рис. 21. Общая картина вторичной сукцессии на покинутом сельскохозяйственном участке

климакс), иногда рассматривается как «финальная» сукцессионная стадия развития биогеоценозов для данных условий существования.

Конечна ли сукцессия? Один из первых исследователей сукцессии Ф. Клементс (1916) утверждал, что в любой климатической зоне существует только один истинный климакс. А. Тенсли (1939) отверг такую теорию моноклимакса. Возглавляемая им школа поликлимакса признала, что климакс определяется одним или несколькими факторами: климатом, почвенными условиями, топографией, пожарами и т. п. Поэтому в одной климатической зоне может существовать целый ряд типов климаксов. В природе существует континуум типов климаксов (Р. Уиттекер, 1953).

Потоки энергии и вещества в сообществах. Для построения своих тел организмам необходимо вещество, а для поддержания жизни — энергия. Энергия необходима для основных физиологических и биохимических реакций. В связи с этим введено понятие «энергетический бюджет».

Энергетический бюджет — соотношение между энергией, получаемой извне, и ее расходом на построение тела, размножение, необходимые передвижения и иные процессы жизнедеятельности.

Общее количество затрачиваемой энергии растет с увеличением массы тела и количества передвижений.

Энергетическая стоимость движения зависит не только от размеров организма, но и от характера движения. Передвижение на суше требует максимума энергии, полет — средних величин энергозатрат, а плавание — наименьших.

Тепловой баланс — соотношение получаемого и отдаваемого организмом во внешнюю среду количества тепла за тот или иной период времени. Он рассматривается при изучении приспособляемости.

Тела живых организмов на единице площади суши или воды образуют так называемый «урожай на корню».

Под **биомассой** понимают массу организмов, обычно выражаемую в единицах энергии или сухого органического вещества.

Мертвая часть называется **некромассой**. Вероятно, было бы гораздо точнее определять биомассу как массу исключительно живой ткани.

Первичная продукция сообщества — скорость образования биомассы первичными продуцентами (растениями) в пересчете на

единицу площади. Единицы измерения ее те же, что и для биомассы. Распределение чистой первичной продукции в масштабах планеты за год следующее — 110—120 млрд. т сухого вещества для всей суши и 50-60 млрд. т продуцирует море. Таким образом, океан дает только 1/3 всей продукции, занимая в то же время 2/3 поверхности земного шара.

Функционирование биологических сообществ требует различных видов энергии. Например, *автохтонное вещество* — это органическое вещество и запасенная в нем энергия — производится самим сообществом. Тогда как *аллохтонное вещество* — это вещество, поступающее извне, которое приносится с помощью течений или ветров в форме мертвых остатков.

Специфичность потоков вещества и энергии состоит в том, что энергия не может передаваться по замкнутым циклам и использоваться повторно, а вещество может.



Жизнь на Земле возможна только благодаря ежедневному поступлению солнечной энергии. Поэтому количество получаемой планетой солнечной радиации — основной фактор, лимитирующий продукцию сообществ.

Следует еще раз напомнить о неэффективности использования сообществами солнечной энергии.



Облик и структуру сообществ формируют те же факторы, которые формируют структуру особей.

Поэтому перечислять их снова нецелесообразно. Здесь же следует напомнить о межвидовой конкуренции. Она постоянно действует в естественных сообществах. Вместе с тем организацию сообщества иногда можно объяснить не конкуренцией, а простой случайностью.

Хищничество и нарушения также влияют на структуру сообществ. ***Нарушение (transgression)*** согласно «Оксфордскому словарю английского языка» — это прерывание спокойствия, мира, покоя или сложившегося хода вещей; препятствие правильному осуществлению какого-либо действия или процесса. Таким образом, нарушение — это событие, необычное с точки зрения нормы и с ней несовместимое. Вместе с тем, следует различать бедствия и катастрофы.

Бедствия — события, происходящие в жизни популяций достаточно часто, чтобы вызвать давление отбора и привести к эволюционным изменениям. В результате бедствия популяция может приобрести новые свойства.

Катастрофа — нарушение слишком редкое для того, чтобы популяции сохранили о нем генетическую память к тому времени, когда оно повторится. Объединение хищничества и нарушений, произведенное М. Бигонем и его соавторами, обусловлено тем, что и те и другие приводят к отклонениям от «нормального» хода сукцессии.

ВЫВОД

Анализ роли хищников, паразитов и заболеваний позволяет сделать следующие выводы:

1. По-видимому, специализированные хищники способствуют повышению видового разнообразия сообщества.
2. Неспециализированные хищники также могут способствовать повышению разнообразия в сообществе за счет существования, опосредствованного эксплуатацией.
3. Высокое разнообразие видов-жертв связано, скорее всего, с умеренным по интенсивности хищничеством.
4. Вероятно, роль паразитов, хищников и болезней наименее существенна в формировании структуры сообществ, функционирующих в относительно суровых, изменчивых или непредсказуемых условиях.
5. Воздействие животных на сообщества зачастую выходит далеко за рамки выедания определенной добычи.

Даже след коровьего копыта на сыром лугу может настолько сильно изменить микробиотоп, что он колонизируется видами, которые отсутствовали бы без подобного нарушения. Хищник — всего лишь один из множества агентов, нарушающих равновесие в сообществе. В связи

с этим возникает вопрос: встречаются ли вообще в природе по-настоящему равновесные ситуации?

При анализе временной неоднородности и физических нарушений в сообществе значительное внимание уделяется рассмотрению образования и функционирования свободных (незанятых) участков. Образование незанятых участков имеет очень важное значение для прикрепленных и малоподвижных видов, нуждающихся в свободном пространстве. Гораздо меньше их роль в жизни подвижных животных, для которых пространство не относится к лимитирующим факторам.

Нарушение может быть как кратковременным, так и устойчивым изменением условий. Кратковременные нарушения повторяются во времени и/или пространстве на фоне устойчивой «нормы». Кратковременные изменения (нарушения) связаны с более или менее внезапной переменой условий и последующим сохранением нового состояния. Перемены, приводящие к новому устойчивому состоянию, наступают при появлении в сообществе нового вида. С его прочным обоснованием происходит коренная перестройка структуры сообщества, и она становится частью новой «нормы».

Следует различать замкнутые и открытые сообщества. Первые считаются внутренне едиными. Если они включают два вида, конкурирующих за один и тот же ресурс, то один из них исчезает навсегда. Открытое сообщество представляет собой мозаику различных по условиям участков, внутри которых происходят взаимодействия, миграции с одного участка на другой.

Теория нарушений (неравновесия) позволяет разработать способы управления сообществами для достижения поставленной цели — например, в области охраны природы в сельском, лесном и заповедном хозяйствах.

ВЫВОД

Один из выводов, вытекающих из теории нарушений, — если требуется сохранить в природе разнообразие, нарушения не следует предотвращать.



Устойчивость сообществ — не менее актуальная проблема. Это связано с тем, что нарушения природных сообществ и агроцено-

зов становятся все более интенсивными. Поэтому обоснованно возникает задача — установить, как реагируют сообщества на подобные воздействия и как они станут реагировать на них в будущем.



Устойчивость сообщества и есть мера его чувствительности к нарушениям.

Устойчивыми называются сообщества, сохраняющие свои особенности во времени.

Центральный вопрос в экологии сообществ формулируется следующим образом: почему сообщества таковы, какими они являются? Ответ (хотя и не полный) таков: из-за наличия определенных стабилизирующих свойств.

Устойчивость имеет разнообразные аспекты. Прежде всего при рассмотрении устойчивости необходимо разделить упругость и сопротивление.

Упругость (*resilience*) — мера быстроты возвращения в исходное состояние после выведения из него (нарушения).

Сопротивление (*resistance*) — показатель способности избегать изменений.

Устойчивость бывает локальной и общей. **Локальная устойчивость (*local stability*)** отражает тенденцию сообщества возвращаться в первоначальное или близкое к нему состояние после незначительного нарушения.

Общая устойчивость (*global stability*) — показатель аналогичной тенденции в случае крупного нарушения.



Устойчивость всегда зависит от среды, в которой существуют виды, равно как и от их плотности и особенностей.

Если она сохраняется при очень ограниченном наборе видовых характеристик, сообщество называется динамически хрупким, а если сообщество остается устойчивым при существенных изменениях условий среды и видовых характеристик, то оно считается динамически прочным.

Чтобы оценить устойчивость, необходимо найти определенный критерий. Чаще всего это демографический подход, при котором основное внимание обращается на состав сообщества, то есть количество, систематическую принадлежность входящих в него видов и плотность

их популяций. Вместе с тем можно использовать и другие параметры — продукцию биомассы или количество содержащегося в ней кальция.



Параметром структуры сообществ при анализе устойчивости является сложность.

Было принято считать, что повышение сложности ведет к возрастанию устойчивости. Под «повышенной сложностью» подразумевалось то большее число видов, то большее число взаимодействий, то более сильные взаимодействия. Имеются и другие точки зрения, полагающие, что сложность структуры — это количество возможных путей переноса энергии через сообщество, то есть чем сложнее (больше путей переноса) система, тем она устойчивее (меньше количественных изменений) при нарушениях. Однако все эти «общепринятые» взгляды в настоящее время подверглись пересмотру, главным образом в результате анализа математических моделей.



Большинство моделей свидетельствует о тенденции к снижению устойчивости с ростом сложности.

И все же было бы ошибкой одно обобщение заменять другим. Вероятно, существует и то и другое явление, а в целом зависимость между сложностью сообщества и его устойчивостью остается не выясненной до конца.



Чрезвычайно важным в экологии является вопрос: почему одни сообщества богаче других? Существуют ли закономерности видового разнообразия?

Закономерности видового разнообразия определяются целым рядом факторов, которые относятся к нескольким категориям:

1) *географические* (широта, высота над уровнем моря и — в водной среде — глубина); 2) *продуктивность среды, климатическая изменчивость, «возраст» местообитания и «суровость» среды*; 3) *географическая изменчивость, не связанная с широтой, и т. п.* Все они маскируют или извращают зависимость между видовым разнообразием и параметрами среды. Это относится к масштабам физических нарушений или островному характеру экотопа и степени его физической

и химической неоднородности. Наконец, ряд факторов представляют собой биологические свойства сообщества, но при этом оказывают существенное влияние на его структуру.



Среди них особенно важны **интенсивность хищничества и конкуренции**. Это такие «вторичные» факторы, как пространственная неоднородность, обусловленная самими организмами, а также положение сообщества в сукцессионном ряду. Они сами определяются внешними влияниями и тем не менее мощно воздействуют на формирование окончательного облика сообщества.

Существует гипотеза о корреляции продуктивности и видового богатства. Но одни исследователи утверждают, что разнообразие возрастает при росте продуктивности; другие полагают, что дело обстоит как раз наоборот.

Установлена связь между видовым богатством и пространственной неоднородностью абиотической среды. Вместе с тем считается более убедительной корреляция со структурным разнообразием растений (она гораздо сильнее), чем с видовым богатством флоры.

Обсуждая влияние климатических колебаний на видовое разнообразие, необходимо отметить, что влияние климатических колебаний на видовое разнообразие зависит от того, являются они предсказуемыми или непредсказуемыми. В сезонном климате может сосуществовать больше видов, чем в неизменных условиях среды.

Суровость среды (экстремальный абиотический фактор) распознать не так-то просто. Экстремальными могут быть и холодные, и очень жаркие местообитания, необычно соленые озера и сильно загрязненные реки. Более объективное определение можно дать, выделив для каждого фактора на непрерывной шкале его значений крайние — максимальное и минимальное.

Логично предположить, что в среде с экстремальными свойствами будут существовать немногие виды, но подтвердить это в высшей степени трудно.

Возраст сообщества играет определенную роль в видовом богатстве сообщества, если существует недостаток времени для заселения территории или эволюции на ней. Однако отдельные виды могут отсутствовать и

в занимающих обширные территории и «нарушаемых» достаточно редко сообществах именно вследствие того, что они еще не достигли экологического или эволюционного равновесия. Например, низкое разнообразие лесных пород в Европе по сравнению с Северной Америкой объясняется широтным направлением горных хребтов на европейском континенте (Альпы), вследствие чего деревья оказались зажатыми между ледниками и горами и, попав в своего рода западню, вымерли. А в Америке горы имеют долготное простираие (Аппалачи, Скалистые горы, Сьерра-Невада), поэтому деревья попросту отступили к югу.



Самая известная закономерность видового разнообразия — его увеличение от полюсов к тропикам (видовое богатство падает с увеличением широты).

Но в целом четко и однозначно объяснить наличие широтного градиента видового богатства пока не удастся.



Сокращение видового разнообразия с высотой — также пространственный феномен.

По мере подъема сокращается количество видов. Объяснение этого факта то же, что и для широтной зависимости, но, кроме того, следует учитывать, что высокогорные сообщества занимают меньшую площадь, чем равнинные биомы, они сильнее изолированы от сходных экосистем.

В водной среде изменения в разнообразии видов с глубиной происходят так же, как на суше с высотой, — налицо быстрый спад разнообразия с возрастанием глубины.

Многие исследователи указывают на постепенное возрастание видового богатства в ходе сукцессии вплоть до климакса или до определенной стадии, после которой следует обеднение флоры.

Обращение к палеонтологической летописи показывает, что существуют кембрийский взрыв разнообразия, пермский спад, возрастание фаунистического богатства в послепермское время и т. д. Причина этого — формирование определенных условий для резких скачков видового разнообразия, за которыми следовали поразительно долгие периоды примерно постоянного видового разнообразия.



В заключение отметим, что среди животных отмечается тенденция к существованию гораздо большего числа мелких видов, чем крупных.

Это объясняется большей эволюционной пластичностью мелких видов. В них не только ниже скорость вымирания, но и выше скорость видообразования.

Вспомогательный словарь

Онтогенез — индивидуальное развитие организмов. Совокупность последовательных морфологических, физиологических и биохимических преобразований, происходящих в организме с момента зарождения до смерти. Термин ввел Э. Геккель (1866).

Экологическая пластичность — степень (амплитуда) выносливости организмов или их сообществ к воздействию факторов среды. (ср. *Толерантность*).

Саморегуляция экосистемы — процесс, вследствие которого экосистема восстанавливает свои свойства после любого природного или антропогенного воздействия.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Одной из первых среди множества государств Украина уравнила в правах экологию с физикой, химией, биологией, географией и др., признав ее самостоятельной научной дисциплиной. Тем самым было отдано должное одной из наиболее актуальных, перспективных и жизненно важных наук. Однако этой чести удостоилась не геккелевская (традиционная) экология, чисто биологическая наука, а совсем другая — междисциплинарная наука, объединившая большинство ныне существующих наук для решения проблем выживания человечества, вставшего на грань экологической катастрофы. И как уже было показано в настоящем пособии, называть эту новую науку экологией не только некорректно, но и неправомерно. Экология в том понимании, какое в нее вкладывали ее основатели, развивавшаяся в этом русле в течение столетия, существует и должна развиваться в дальнейшем, а научная дисциплина, зародившаяся в недрах геккелевской экологии, но ставящая целью разрешение глобальных проблем человечества, — это уже *неоэкология*. Нами впервые было предложено, отчетливо разграничив экологию и неоэкологию, синтезировать их. То есть, сформировав фундаментальные знания по классической экологии, перейти к освоению основ неоэкологии. Таким образом и сложился учебный курс «Основы экологии и неоэкологии».

Осуществляя на практике идею «размежеваться, чтобы объединиться», в первой части учебного пособия мы излагаем основы традиционной экологии, которая вооружит будущего специалиста необходимыми фундаментальными экологическими знаниями и позволит приступить к освоению другой науки — неоэкологии, которой посвящена вторая часть пособия.

Разумеется, предлагаемый курс еще далек от совершенства. Это всего лишь первая попытка охватить единым взглядом идеи, концепции и разработки того, что называют «современной экологией» и что на самом деле по праву следует именовать неоэкологией. В то же время у автора нет сомнений, что вместе с развитием и накоплением экологических знаний, с разрешением круга проблем, стоящих перед неоэкологией, все это найдет отражение и в учебных пособиях.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие

Модуль 1. Введение. Общие вопросы экологии	5
Программа курса «Основы общей экологии и неозологии»	5
Особенности усвоения курса «Основы общей экологии и неозологии»	19
Модуль 2. Проблема определения основных понятий. Проблемы глобальной экологии	21
Программная лекция 1 по модулю 1 «Введение. Общие вопросы экологии» и по модулю 2 «Проблема определения основных понятий. Проблемы глобальной экологии»	21
Проблемная лекция 1 по модулю 1 «Введение. Общие вопросы экологии» и по модулю 2 «Проблема определения основных понятий. Проблемы глобальной экологии»	25
Определение основных понятий. Методы. Системы. Биосфера	25
Проблемная лекция 2 по модулю 2 «Проблема определения основных понятий. Проблемы глобальной экологии»	48
Современная экологическая ситуация отдельных компонентов биосферы (элементы глобальной экологии, экологический императив)	48
Модуль 3. Основы традиционной экологии	64
Программная лекция 1 по модулю 3 «Основы традиционной экологии»	64
Теоретическая экология. Круговороты	64
Проблемная лекция 1 по модулю 3 «Основы традиционной экологии»	67
Теоретическая экология. Круговороты	67
Проблемная лекция 2 по модулю 3 «Основы традиционной экологии»	95
Теоретическая экология. Процесс фотосинтеза	95
Программная лекция 2 по модулю 3 «Основы традиционной экологии»	103
Теоретическая экология. Экологические условия, факторы, ресурсы, экологическая ниша	103

Проблемная лекция 3 по модулю 3 «Основы традиционной экологии»	
Теоретическая экология. Экологические условия, факторы, ресурсы, экологическая ниша	105
Программная лекция 3 по модулю 3 «Основы традиционной экологии»	
Организмы	122
Проблемная лекция 4 по модулю 3 «Основы традиционной экологии»	
Организмы	125
1. Соответствие между организмами и изменениями в окружающей среде	125
2. Унитарные и модулярные организмы, их жизнь и смерть. Жизнь как экологическое событие. Демографические процессы	137
Программная лекция 4 по модулю 3 «Основы традиционной экологии»	
Разнообразие и основные типы взаимодействия живых организмов	145
Проблемная лекция 5 по модулю 3 «Основы традиционной экологии»	
Разнообразие и основные типы взаимодействия живых организмов	147
Проблемная лекция 6 по модулю 3 «Основы традиционной экологии»	
Жизненный цикл как один из важнейших аспектов традиционной экологии	165
Проблемная лекция 7 по модулю 3 «Основы традиционной экологии»	
Сообщества	171